NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK IN LEHRE UND FORSCHUNG
HERAUSGEGEBEN VON F. DOFLEIN UND K. T. FISCHER

E. STROMER VON REICHENBACH

LEHRBUCH DER PALÄOZOOLOGIE

I: WIRBELLOSE TIERE

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK

IN LEHRE UND FORSCHUNG.

EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN.

Herausgegeben von

DR. F. DOFLEIN
a. o. Professor der Zoologie a. d. Universität München und II. Konservator der Zoolog. Staatssammlung

DR. K. T. FISCHER
a. o. Professor der Physik an der Kgl. Technischen Hochschule in München

Gr. 8. In Leinwand geb.

Diese Büchersammlung soll in wissenschaftlich strenger, kritischer, aber objektiver und nicht nur dem Fachmann verständlicher Darstellung das enthalten, was die Naturwissenschaften Positives geleistet haben und gegenwärtig leisten.

Gegenüber einer verflachenden Popularisierung der Naturwissenschaften und einer Überschätzung der Resultate einzelner Zweige derselben macht sich in ernsten Lehrer- und Laienkreisen das Bedürfnis nach einer gediegenen sachlichen Klarlegung ihrer Probleme und wirklichen Errungenschaften immer mehr geltend. Dieses Bedürfnis kann nur befriedigt werden, wenn die einzelnen Wissensgebiete von gründlichen Fachmännern dargestellt werden, die auf Grund ihrer wissenschaftlichen Tätigkeit mit den Quellen unseres positiven Wissens vertraut sind.

Redaktion und Verlag setzen sich das Ziel, in einer Serie von Lehr- und Handbüchern die großen Werte, welche im Stoffe und in der Methode der naturwissenschaftlichen Forschung, in den rein wissenschaftlichen Resultaten und in deren praktischen Anwendungen verborgen liegen, hervorzuheben und nutzbringend zu machen, damit es den Naturwissenschaften leichter werde, in unserem heutigen Leben den sehr nötigen und heilsamen Einfluß zu gewinnen, den jeder ernste, ehrliche Forscher an sich erfahren hat und gerne als ein Gemeingut aller sehen möchte.

Äußerlich wird die ganze Serie in zwei Hauptgruppen eingeteilt: in eine physikalisch-chemische und eine biologisch-erdgeschichtliche. Der Umfang der einzelnen Bände soll durchschnittlich 10 bis 25 Bogen betragen.

I. PHYSIK UND CHEMIE.

Redigiert von K. T. Fischer.

In dieser Abteilung werden die Ergebnisse der Forschung und die Problemstellungen unserer Zeit wissenschaftlich und sachlich im engen Anschluß an die Originalarbeiten von Spezialgelehrten im Zusammenhange dargestellt werden; eingehende Literaturnachweise und ausführliche Namen- und Sachregister z. T. chronologisch geordnet, sollen diese Bände zu bequemen Nachschlagequellen gestalten. Damit der jeweils neueste Stand der Wissenschaft in dieser Handbuchserie Aufnahme finden kann, werden, soweit nicht Neuauflagen dies überflüssig machen, in Abständen von einem oder mehreren Jahren Ergänzungsbände erscheinen, so daß die Serie dauernd und vollständig über den wirklichen Fortschritt der Wissenschaft unterrichtet. Auf unwichtige Einzelheiten soll nicht weiter als mit einem Literaturhinweis eingegangen werden, da solche genügend leicht in den bekannten großen Handbüchern zu finden sind. Dafür kann alles Wesentliche mit der gebührenden Ausführlichkeit behandelt werden.

II. BIOLOGIE UND ERDGESCHICHTE.

Redigiert von F. Doflein.

Dieser Teil der Serie soll das Gebiet umfassen, welches man früher als dasjenige der „beschreibenden Naturwissenschaften" bezeichnete. Mit Absicht wurde diese althergebrachte Bezeichnung nicht gewählt, um dadurch eine wesentliche Tendenz unserer Bücherserie zum Ausdruck zu bringen. Auch in den biologischen und erdgeschichtlichen Lehr- und Handbüchern sollen die Gesetzmäßigkeiten im Naturgeschehen das Gerüst der Darstellung bilden. Nicht die Beschreibung vieler Einzelformen soll unser Ziel sein, sondern der Nachweis der Gesetze, welche die Vielheit der Formen beherrschen und in ihnen eine Einheit erkennen lassen.

Dabei wollen wir aber versuchen, die Gefahren zu vermeiden, denen die populäre Literatur so oft verfällt, indem sie oberflächlich und ungründlich wird. Unsere Lehr- und Handbücher sollen von dem Leser Arbeit und Hingabe verlangen; sie sollen ihm Tatsachen bieten, nicht ein künstliches Weltbild, welches nur durch Hypothesen zusammengehalten wird. Das ist gerade auf dem Gebiete der Biologie besonders notwendig.

Deswegen ist es erforderlich, daß in der Darstellung eine strenge Scheidung von Tatsachenmaterial und Theorien durchgeführt wird. Denn die Theorien, welche die Forschung in der Gegenwart bewegen, gehören in unser Programm. Nur wenn der Lernende erfährt, welche Probleme den Forscher in seiner Wissenschaft begeistern, welche Endziele eine Disziplin als Ganzes und in ihren Teilen sich gesetzt hat, wird er sie richtig verstehen und bewerten.

Bisher erschienen in dieser Sammlung:

I. Band: **Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen.** Von Dr. K. Goebel, o. Professor der Botanik an der Universität München. Mit 135 Abbildungen. [VIII u. 260 S.] gr. 8. 1908. In Leinwand geb. *M* 8.—

Das Buch gibt zum erstenmal eine ausführlichere Darstellung der bis jetzt vorliegenden Ergebnisse der experimentellen Pflanzenmorphologie und bringt zugleich eine Reihe neuer Untersuchungen des Verfassers in der Absicht, das Interesse für diesen Teil der Botanik auch in weiteren Kreisen anzuregen. Hat doch die experimentelle Behandlung der Gestaltungsverhältnisse in den letzten Jahrzehnten in der Biologie einen gewaltigen Aufschwung genommen. Die Pflanzen sind für solche Untersuchungen ganz besonders geeignet, weil sie im allgemeinen viel „plastischer" sind als die Tiere.

„Das Tatsachenmaterial, das der Verfasser vorbringt, ist außerordentlich wertvoll als Grundlage einer zusammenfassenden Anschauung über das Werden der Organismen und über ihre Beziehungen zur Umgebung." (Naturwissenschaftliche Wochenschrift.)

II. Band: **Lehrbuch der Paläozoologie.** Von Prof. Dr. E. Stromer, Privatdozent an der Universität München. 2 Teile: I. Teil. Wirbellose Tiere. II. Teil: Wirbeltiere.

Der Verfasser war bemüht, im engsten Anschlusse an die besser bekannten und mehr gesicherten Resultate der Zoologie vor allem die Organisation der Tiere klar zu legen und auch ihre Lebensweise kurz zu erörtern, während die so wechselnde und vielfach strittige Systematik nur in ihren Prinzipien und sonst im allgemeinen bloß bis zu den Ordnungen genauere Berücksichtigung fand. Auch wurde Wert darauf gelegt, der allgemeinen Paläozoologie größeren Raum zu gewähren. So folgen im ersten Bande der kurzen Definition und Vorgeschichte der Wissenschaft eine ausführliche Darstellung der Erhaltungsbedingungen von Tierresten, eine Abhandlung über Skelettbildung und eine Klarlegung des Verhältnisses der Paläozoologie zu den anderen beschreibenden Naturwissenschaften. Im speziellen Teile werden dann die Stämme der Wirbellosen nach Bau, Einteilung, räumlicher und zeitlicher Verbreitung sowie in bezug auf die Stammesgeschichte besprochen. In dem zweiten Bande, welcher schon in der Ausarbeitung sich befindet, werden die Wirbeltiere ebenso behandelt und zum Schlusse soll eine Ergänzung der einleitenden allgemeinen Paläozoologie folgen, nämlich eine Darstellung der Rolle der gesamten Tierwelt in den früheren Zeiten, ihrer Gesamtentwicklung und der dabei geltenden Gesetze und damit eine Klarlegung der Bedeutung der Paläozoologie für die Tiergeographie und die Abstammungslehre.

Unter der Presse:

Planktonkunde. Von Dr. A. Steuer, Privatdozent der Zoologie an der Universität Innsbruck.

Physiologie der Einzelligen. Von Dr. S. von Prowazek, Zool. Assistent am Seemannskrankenhaus und Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.

In Vorbereitung befinden sich zunächst folgende Bände:

Einleitung in die Erkenntnistheorie für Naturwissenschaftler. Von Dr. H. Cornelius, a. o. Professor der Philosophie an der Universität München.

Zellen- und Befruchtungslehre. Von Dr. R. Hertwig, o. Professor der Zoologie an der Universität München.

Biologie. Von Dr. R. Hesse, a. o. Professor der Zoologie an der Universität Tübingen, und Dr. F. Doflein, a. o. Professor der Zoologie an der Universität München.

Geodäsie. Eine Anleitung zu geodätischen Messungen für Anfänger mit Grundzügen der direkten Zeit- und Ortsbestimmung. Von Dr.-Ing. H. Hohenner, o. Professor der Geodäsie a. d. Technischen Hochschule in Braunschweig.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Von Dr. O. Maas, a. o. Professor der Zoologie an der Universität München.

Allgemeine Wirtschaftsgeographie. Von Dr. K. Sapper, o. Professor der Geographie an der Universität Tübingen.

Brennstoffe, deren Vorkommen, Gewinnung und Anwendung. Von Dr. Gustav Schultz, o. Professor der chem. Technologie an der Technischen Hochschule München.

Elektrische Entladungen in Gasen. Von Dr. M. Töpler, a. o. Professor der Physik an der Technischen Hochschule in Dresden.

Die Redaktion steht außerdem noch mit einer größeren Anzahl von Gelehrten zwecks Abfassung weiterer Bände auf den einschlägigen Gebieten in Verhandlung.

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK
IN LEHRE UND FORSCHUNG

EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN

HERAUSGEGEBEN VON

Dr. F. DOFLEIN
A. O. PROF. DER ZOOLOGIE A. D. UNIVERSITÄT MÜNCHEN UND II. KONSERVATOR DER ZOOLOG. STAATSSAMMLUNG

Dr. K. T. FISCHER
A. O. PROF. DER PHYSIK AN DER KÖNIGL. TECHNISCHEN HOCHSCHULE IN MÜNCHEN

LEHRBUCH DER PALÄOZOOLOGIE

VON

Prof. Dr. ERNST FREIHERR STROMER VON REICHENBACH
PRIVATDOZENT IN MÜNCHEN

IN ZWEI TEILEN

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1909

761
S922
1909
INVERT. ZOOL.

LEHRBUCH DER PALÄOZOOLOGIE

VON

PROF. DR. ERNST FREIHERR STROMER V. REICHENBACH
PRIVATDOZENT DER PALÄONTOLOGIE UND GEOLOGIE
AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

I. TEIL: WIRBELLOSE TIERE

MIT 398 ABBILDUNGEN

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1909

X560.8
.S921

COPYRIGHT 1909 BY B. G. TEUBNER IN LEIPZIG.

ALLE RECHTE, EINSCHLIESSLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN.

Smithsonian Institution,
MAR 4 1910
210699
National Museum.

Vorwort.

Das vorliegende Werk will eine möglichst exakte Einführung in die reine Paläozoologie bieten, wobei zwar einige zoologische, nicht aber geologische Kenntnisse vorausgesetzt werden. Ich habe deshalb versucht, unter engstem Anschlusse an die Zoologie vor allem den Bau der Tiere klar zu legen unter Berücksichtigung des Umstandes, daß in Lehrbüchern der Zoologie die für den Paläontologen wichtigen Verhältnisse zu wenig erörtert zu sein pflegen, und daß Tiergruppen, die nur in vergangenen Zeiten eine größere Rolle spielten, hier eine ausführlichere Behandlung verlangten. Der Lebensweise und nicht nur der zeitlichen, sondern auch der geographischen Verbreitung der Tiere habe ich möglichste Beachtung geschenkt und Wert darauf gelegt, in einer umfangreichen Einleitung die Erhaltungsarten und -bedingungen der Tierreste, den Zusammenhang der Paläozoologie mit anderen beschreibenden Naturwissenschaften und endlich das für den Paläozoologen in erster Linie wichtige Skelett im allgemeinen zu besprechen.

Die oft so wechselnde und strittige Systematik dagegen habe ich nur in ihren Prinzipien berücksichtigt und, abgesehen von besonders gut erforschten Tiergruppen, nur bis zu den Ordnungen herunter verfolgt. Denn die Fülle der bekannten Formen ist so groß, daß eine ausreichende Darstellung Handbüchern und Einzeldarstellungen sowie Lehrbüchern über Leitfossilien überlassen bleiben muß, doch können die Hinweise auf die Literatur dem Mangel einigermaßen abhelfen. Dabei sind allerdings nur die wichtigsten neueren Abhandlungen angeführt, in welchen ja die älteren genannt sind, und es ist versucht, durch möglichst genaue Angabe der Herkunft der Abbildungen eine Art Ergänzung der Literaturlisten zu liefern.

Im Gegensatz zu dem sonst üblichen Verfahren bin ich in der Regel von den lebenden Formen zu den geologisch älteren vorgegangen, weil ich für richtig hielt, vom gut Erforschten zum weniger Gesicherten zu führen, da die älteste bekannte Fauna doch keineswegs eine ursprüngliche ist, und die stammesgeschichtliche Betrachtung noch zu wenig gesicherte Resultate ergibt, um in einem Lehrbuche anders als im Anhang und mit größter Vorsicht geübt werden zu

können. Ich habe deshalb nur am Ende der Besprechung jeder Tiergruppe einiges über deren Stammesgeschichte erwähnt und bringe erst am Schlusse des zweiten Bandes eine Zusammenfassung der entwicklungstheoretischen Resultate der Paläozoologie. Überhaupt war ich bestrebt, Unsicheres als solches zu bezeichnen, und habe deshalb alle ausgestorbenen Tierformen und -gruppen durch ein vorgesetztes † gekennzeichnet. Endlich habe ich mich bemüht, möglichst den allgemein anerkannten Anschauungen und dem gegenwärtigen Stand des Wissens Rechnung zu tragen, auch wenn ich sie als unzulänglich erkannte, und nur in Ausnahmefällen Neues zu bringen. Denn der Schreiber eines Lehrbuches kann nicht alles genau nachprüfen, sondern meistens nur Stichproben auf die Richtigkeit der Literaturangaben machen, und er hat nicht den Raum, seine Neuerungen genügend zu begründen, und vor allem ist ein Lehrbuch nicht der Ort, durch Fachkritik noch nicht Geklärtes darzubieten.

Obwohl ich von der Nützlichkeit eines auf solchen Grundsätzen aufgebauten Lehrbuches reiner Paläozoologie überzeugt war, habe ich auf die Aufforderung meines Freundes Prof. Dr. Fr. Doflein hin, ein nicht nur für Geologen bestimmtes Lehrbuch zu schreiben, mich nur schwer dazu entschlossen, und nur seinem wiederholten Zureden und seiner häufigen Unterstützung meiner Bemühungen sowie dem liberalen Entgegenkommen des Verlages ist es zuzuschreiben, daß ich den Mut nicht verlor, die Arbeit in fast vier Jahren durchzuführen. Denn die Überfülle des großenteils mangelhaft erhaltenen und beschriebenen Stoffes, die Zersplitterung der Literatur und die Unzulänglichkeit des Referatwesens erschweren sie ungemein, und sie übersteigt fast die Kraft eines einzelnen, weil nur derjenige ein ganz sicheres Urteil über die einschlägige Literatur hat, der in den betreffenden Tiergruppen selbständig arbeitet.

Meine Aufgabe wurde mir aber dadurch erleichtert, daß nicht nur Herr Prof. Rothpletz und Herr Geheimrat R. Hertwig dahier mir die Benutzung der ihnen unterstellten Bibliotheken und Sammlungen in freundlicher Weise gestatteten, und daß ich bei den Beamten der hiesigen Staatsbibliothek, insbesondere bei meinen Freunden Dr. Hilsenbeck und Dr. Gratzl, das größte Entgegenkommen fand, sondern daß auch zahlreiche Fachgenossen mich durch leihweise Überlassung von Literatur und auch durch manche spezielle Auskunft auf das bereitwilligste unterstützten.

Ihnen allen spreche ich hier meinen Dank aus, besonders aber Herrn Dr. Edgar Dacqué, der die große und schwer zu behandelnde Abteilung der *Mollusca* in der Grundlage bearbeitet und mir durch

seine Spezialkenntnisse deren endgültige Darstellung sehr erleichtert hat. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß ich schon um der Einheitlichkeit des Werkes willen auch diese Abteilung so überarbeitet habe, daß ich auch für sie die volle Verantwortung übernehme. Auch für die Herstellung des Registers schulde ich Herrn Dr. Dacqué Dank, und endlich habe ich anerkennend die Genauigkeit und das Geschick Herrn Birkmaiers und Fräulein Emma Kißlings zu erwähnen, welche fast sämtliche Figuren des Buches nach Abbildungen oder Originalen zeichneten.

Mein so vielfach unterstütztes Bemühen, gewissenhaft zu arbeiten, wird hoffentlich dazu führen, daß mein Buch sich als brauchbar erweist.

München, Juni 1909.

Ernst Stromer.

Inhaltsübersicht.

Vorwort . . . . . III—VI

Einleitung.

Seite

Inhalt der Wissenschaft . . . 1
Gründungsgeschichte . . . . 1—3
Wissensstand . . . . . 3—4
Erhaltungsbedingungen der Fossilien . . . . . 4—10
Beziehungen der Paläozoologie zu anderen Naturwissenschaften . . . . . 10—18
Das Skelett . . . . . 19—28

Spezielle Paläozoologie: Wirbellose Tiere.

I. Stamm: Protozoa.

1. Klasse: Rhizopoda . . . . 31—47
2. Ordnung: Foraminifera . 31—44
3. Ordnung: Heliozoa . . . 44
4. Ordnung: Radiolaria . . 44—47
Anhang: Xenophyophora 47
2. Klasse: Flagellata, 1. Ordnung: Autoflagellata . . . 47—49
3. Klasse: Infusoria 49
Diagnosen d. Protozoa-Gruppen 49—51
Tabelle der geologischen Verbreitung der Protozoa . . . 50
Literatur zu Protozoa . . . . 51—52

II. Stamm: Coelenterata.

1. Unterstamm: Porifera,
1. Klasse: Spongia . . . . 53—67
1. Unterklasse: Calcispongia 56—58
2. Ordnung: Heterocoela . 57—58
2. Unterklasse: Silicispongia 58—63
1. Legion: Triaxonia,
1. Ordnung: Hexactinellida . . . . 58—60
2. Legion: Demospongia . 61—63
1. Ordnung: Tetraxonia 61—63
2. Ordnung: Monaxonia 63
3. Ordnung: Ceraospongia 63
Das geologische Vorkommen und die Entwicklung der Schwämme . . . . . 63—65
Diagnosen der Spongiagruppen 65—67
Tabelle der geologischen Verbreitung der Spongia . . . 66
Literatur zu Spongia 67
2. Unterstamm: Cnidaria . . 67—108
1. Klasse: Hydrozoa . . . . 68—76
1 Ordnung: Hydrocorallinae . . . . . 68—69
2. Ordnung: Tabulariae . 69—71
1. Anhang: † Stromatoporidea . . . . . 71—72
3. Ordnung: Campanulariae . . . . . 72—73
2. Anhang: † Graptolithi 73—76
2. Klasse: Scyphozoa . . . 76—77
3. Klasse: Anthozoa . . . . 78—94
1. Unterklasse: Alcyonaria 78—84
1. Ordnung: Alcyonoidea . . . . . 79—80
2. Ordnung: Helioporacea . . . . . 80—81
Anhang: † Tabulata 81—84
2. Unterklasse: Zoantharia 84—94
4. Ordnung: Hexactiniaria, 1. Unterordnung: Madreporaria 84—91
2. Unterordnung: † Rugosa . . . . 91—94
Anhang zu Coelenterata:
1. † Archaeocyatida . . . . 94—95
2. † Receptaculida 95

Berichtigungen.

Seite VIII Zeile 23 von unten: statt Tabulariae lies Tubulariae,
„ 20 Fig. 15: statt *Medienseptums* lies *Medianseptums*,
„ 26 Zeile 10: statt *Richthofeniden* lies *Richthofeniidae*,
„ 26 „ 12: statt *Calcolidae* lies *Calceolidae*,
„ 28 „ 10 von unten: statt *Palaeospongylus* lies *Palaeospondylus*;
„ 43 Mitte: statt *Textularida* lies *Textulariide*!
„ 85 Zeile 5 von unten ist einzuschalten: oder „auch" horizontal,
„ 96 Absatz 2 Zeile 2 u. 6: statt *Hydrocorallina* lies *Hydrocorallinae*,
„ 102 oben: statt *Stromatoporoidea* lies *Stromatoporidea*,
„ 119 Fig. 144: statt *Cupressinidae* lies *Cupressocrinidae*,
„ 145 „ 175: statt Mittelfranken lies Niederbayern!
„ 165 *Cryptozonia* ist einzuschalten: „selten mit" deutlich,
„ 188 *Terebratulacea* Zeile 4 ist einzuschalten hinter Devon: „mit wenigen Arten bis in das Untersilur",
„ 189 *Terebratulacea* drittletzte Zeile: statt Devon lies Untersilur!
„ 240 Fig. 304 *C*: die Figur ist umgekehrt zu stellen,
„ 317 Zeile 12: statt gleichgroße lies „als gleichgroße"!
„ 322 sind die Figuren 394 und 395 umgekehrt zu stellen.

Seite

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Cnidaria . . . . . 95—101
Diagnosen d. Cnidariagruppen 101—105
Tabelle der geologischen Verbreitung der Cnidaria . . 103—104
Literatur zu Cnidaria und zu den Anhängen . . . . . 105—108

III. Stamm: Vermes. . . 109—111

IV. Stamm: Echinodermata.

1. Klasse: Pelmatozoa . . . 113—139
1. Unterklasse: Crinoidea . 114—123
1. Ordnung: Larviformia 118—129
2. Ordnung: † Fistulata . 119—120
3. Ordnung: Articulata . 120—122
4. Ordnung: † Camerata . 122—123
2. Unterklasse: † Cystoidea 124—134
1. Ordnung: † Blastoidea 124—128
2. Ordnung: † Hydrophorida . . . . . 128—132
3. Ordnung: † Carpoidea 132—133
4. Ordnung: † Thecoidea 133—134
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Pelmatozoa . . . . . 134—139
2. Klasse: Asterozoa . . . . 139—146
1. Unterklasse: Asteroidea. 140—143
1. Ordnung: Phanerozonia 141
2. Ordnung: Cryptozonia. 141—142
3. Ordnung: † Encrinasteria 142—143
2. Unterklasse: Ophiuroidea 143—145
1. Ordnung: Streptophiurae 144
2. Ordnung: Cladophiurae 144
3. Ordnung: Zygophiurae 144—145
4. Ordnung: † Lysophiurae 145
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Asterozoa . . . . . 145—146
3. Klasse: Echinoidea . . . . 146—163
1. Ordnung: Regularia . . 150—153
2. Ordnung: Irregularia . . 153—157
3. Ordnung: † Palaeoregularia . . . . . 156—159
4. Ordnung: † Palirregularia 159
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Seeigel . . . . . 160—163

Seite

4. Klasse: Holothurioidea . . 163—164
Diagnosen der Echinodermengruppen . . . . . 164—168
Tabelle der geologischen Verbreitung der Echinodermen 166—167
Literatur zu Echinodermata . 168—170

V. Stamm: Molluscoidea.

1. Klasse: Bryozoa, 2. Unterklasse: Ectoprocta, 2. Ordnung: Gymnolaemata . . . 171—176
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Gymnolaemata . . . . . 175—176
2. Klasse: Brachiopoda . . . 176—192
1. Ordnung: Ecardines . . . 182—184
2. Ordnung: Testicardines . 184—189
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Brachiopoden . . . . . 189—192
Diagnosen der Molluscoideagruppen 192
Literatur zu Molluscoidea . . 192—193
Tabelle der geologischen Verbreitung der Molluscoidea 194

VI. Stamm: Mollusca.

1. Klasse: Amphineura . . . 196—197
2. Klasse: Scaphopoda . . . 197—198
3. Klasse: Lamellibranchiata . 198—214
1. Ordnung: Homomyaria . 204—209
2. Ordnung: Anisomyaria . 209—211
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Muscheln . . . . . 211—214
4. Klasse: Gastropoda . . . . 214—232
1. Unterklasse: Streptoneura 219—224
1. Ordnung: Aspidobranchia . . . . . 219—221
2. Ordnung: Ctenobranchia . . . . . 221—224
3. Ordnung: Heteropoda 224
2. Unterklasse: Euthyneura 225—229
1. Ordnung: Opisthobranchia . . . . . 225—226
Anhang: † Tentaculites, † Hyolithes und † Conularia . . . . . 226—227
2. Ordnung: Pulmonata . 227—229

	Seite
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Schnecken	229—232
5. Klasse: Cephalopoda	232—261
1. Unterklasse: Tetrabranchiata	233—248
1. Ordnung: Nautiloidea	233—238
2. Ordnung: † Ammonoidea	239—248
2. Unterklasse: Dibranchiata	249—253
1. Ordnung: Endocochlia	249—253
2. Ordnung. Octopoda	253
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Cephalopoda	253—261
Diagnosen d. Molluscagruppen	261—264
Tabelle der geologischen Verbreitung der Mollusca	262—263
Literatur zu den Mollusca	264—270

VII. Stamm: Arthropoda.

1. Klasse: Crustacea	273—305
1. Unterklasse: Entomostraca	274—285
2. Ordnung: Branchiopoda	274—275
3. Ordnung: Ostracoda	275—277
4. Ordnung: Cirripedia	278—279
5. Ordnung: † Trilobita	279—285
2. Unterklasse: Malacostraca	285—295
1. Legion: Leptostraca	285—286
2. Legion: Arthrostraca	286—288
1. Ordnung: Amphipoda	287
2. Ordnung: Isopoda	287—288
3. Legion: Syncarida	288—289
4. Legion: Thoracostraca	289—294
2. Ordnung: Schizopoda	290
3. Ordnung: Decapoda	291—294
5. Legion: Stomatopoda	294—295
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Krebse	295—300
Diagnosen der Crustaceagruppen	300—302
Tabelle der geologischen Verbreitung der Crustacea	301
Literatur zu den Crustacea	302—305
2. Klasse: Merostomata	305—308
1. Ordnung: Xiphosura	306—307
2. Ordnung: † Gigantostraca	307—308
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Merostomata	308
3. Klasse: Arachnoidea	309—314
1. Ordnung: Scorpionida	309
2. Ordnung: Pedipalpi	310
3. Ordnung: Araneida	310
4. Ordnung: Opilionida	310—311
Die geologische Verbreitung der fossilen Arachnoidea	311
Tabelle der geologischen Verbreitung der Merostomata, Arachnoidea und Myriapoda	312—313
Diagnosen der Merostomata- und Arachnoideagruppen	314
Literatur dazu	314
4. Klasse: Protracheata	315
5. Klasse: Myriapoda	315—316
6. Klasse: Insecta	316—329
1. Unterklasse: Apterygogenea	318
2. Unterklasse: Pterygogenea	318—324
1. Legion: Orthoptera	319—320
2. Legion: Archiptera	320—321
3. Legion: Rhynchota	321
4. Legion: † Palaeodictyoptera	321—322
5. Legion: Coleoptera	322
6. Legion: Neuroptera	322—323
7. Legion: Lepidoptera	323
8. Legion: Hymenoptera	323
9. Legion: Diptera	323—324
10. Legion: Aphaniptera	324
Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Insekten	324—326
Diagnosen der größeren Insektengruppen	327
Literatur zu den Insekten	327
Tabelle der geologischen Verbreitung der Insekten	328—329

Einleitung.

Inhalt der Wissenschaft.

Die Paläozoologie (*λόγος τῶν ζώων παλαιῶν* Lehre von den alten Tieren) hat sich mit den Resten oder Spuren (Fossilien) der Tiere zu befassen, die vor Beginn der jetzigen geologischen Periode gelebt haben, gleichgültig, ob ihre unveränderten Nachkommen noch leben oder ob sie ausgestorben sind, ob sie „versteinert" sind oder nicht. Indem sie die Gestalt, systematische Stellung, räumliche Verbreitung, Entwicklung und Lebensweise dieser Tiere behandelt, gehört sie zu den beschreibenden Naturwissenschaften und steht speziell mit der Zoologie im engsten Zusammenhang. Aber sie nimmt insofern eine ganz besondere Stellung ein, als sie im Bunde mit der Erdgeschichte, (Geologie) und ebenso wie die Paläophytologie (die Lehre von den ehemaligen Pflanzen) zugleich einen historischen Charakter trägt, indem sie die Geschichte der Organismenwelt, ihre zeitliche Verbreitung und Stammesgeschichte (Phylogenie) zu erforschen hat.

Gründungsgeschichte.

Im Gegensatz zu den meisten Naturwissenschaften reicht die Geschichte unseres Wissenszweiges gar nicht weit zurück. Allerdings haben so vorzügliche Beobachter wie die alten Griechen schon einige richtige Mitteilungen über Fossilien gemacht, unter anderen der Vater der Geschichte, Herodot, und der ausgezeichnete Geograph Strabo. Sie erkannten nämlich das Vorkommen von Resten mariner Konchylien im Gestein und erklärten es für ein Anzeichen, daß einst das Meer die betreffenden Gegenden überflutete. Auch soll Kaiser Augustus seine Villa in Capri mit großen fossilen Knochen, die man für Gebeine von Riesen hielt, ausgeschmückt haben; sonst sind aber leider die unzähligen Fossilien, welche bei den gewaltigen Bauten der Alten zutage gefördert wurden, unbeachtet verloren gegangen, und selbst in den umfassenden Werken des Aristoteles und Plinius findet man fast nichts Brauchbares über sie bemerkt.

Daß bei dem Verfall der Naturwissenschaften, der mit dem Siege des Christentums und durch die Völkerwanderung stattfand, an ein

Aufblühen einer Versteinerungskunde nicht zu denken war, ist selbstverständlich. Die von der Kirche beherrschte Zeit förderte vielmehr nur die Idee einer Virtus formativa oder Vis plastica der Erde (Avicenna um 1000, Albertus Magnus um 1200 n. Chr.) zutage, wonach die Versteinerungen nur Naturspiele sein sollten: Eine unglückselige Theorie, mit der noch bis zum Anfang des 18. Jahrhunderts gekämpft werden mußte, obwohl schon zur Zeit der Renaissance der geniale Lionardo da Vinci und der Arzt, Philosoph und Dichter Fracastaro die Fossilien wie die genannten Griechen richtig deuteten, wobei letzterer ausdrücklich den Gedanken, sie könnten von der Sintflut stammen, zurückwies.

Trotzdem klammerten sich die von der Bibellehre beeinflußten Gelehrten mit größter Zähigkeit an die letztere Anschauung, als endlich die scholastische gefallen war, und erst gegen Ende des 18. Jahrhunderts gelang es wenigstens in wissenschaftlichen Kreisen, auch dieses Hemmnis jeden erheblichen Fortschrittes endgültig zu beseitigen. Doch wurde immerhin schon damals den Versteinerungen die größte Aufmerksamkeit geschenkt, wie deren zahlreiche Beschreibungen und z. T. vorzügliche Abbildungen, z. B. von Knorr und Walch (Nürnberg 1755—1775) beweisen, wenn sie auch oft so schwer verkannt wurden wie der jetzt in Harlem befindliche Riesensalamander (Andrias Scheuchzeri Cuvier), den der verdienstvolle Scheuchzer um 1700 als Homo diluvii testis beschrieb.

Der französische Zoologe Buffon hat das Verdienst, in seinen Époques de la nature 1778 das Wissen der damaligen Zeit zusammengestellt zu haben und dabei für die richtige Beurteilung der Versteinerungen und der Sintflutsage eingetreten zu sein, und der englische Ingenieur William Smith, um 1799 die Bedeutung der Fossilien für die stratigraphische Geologie als erster richtig erkannt und verwertet zu haben.

Eine eigentliche Wissenschaft der Versteinerungskunde schufen aber erst im ersten Viertel des vorigen Jahrhunderts verschiedene Forscher, so die Deutschen Blumenbach (1803 und 1816) und Schlotheim (1820) in Deutschland, Miller (1821) und der Engländer Parkinson (1822) in England und die Franzosen Lamarck (1801 und 1815—1822) und insbesondere Georg Cuvier aus Mömpelgard-Montbéliard (1812) in Frankreich in Monographien teils über fossile Faunen teils über größere Tiergruppen.

Ähnliche Werke und eine Fülle kleiner Veröffentlichungen folgte diesen von Seiten von Paläontologen, Zoologen und Geologen vor allem im deutschen Sprachgebiete, sowie in England und Frankreich

und in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts auch in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, in Schweden, Rußland und Italien. Durch den in derselben Zeit erfolgten Sieg der Entwicklungstheorie und die Erschließung ferner Länder nahm die Wissenschaft einen besonderen Aufschwung.

Welch gewaltigen Umfang das verarbeitete Material schon einnimmt, und welche Bedeutung es für die beschreibenden Naturwissenschaften haben muß, kann man am besten aus dem vierbändigen Werke Zittels, dem Handbuch der Paläontologie (Paläozoologie), München und Leipzig 1876—1893, ersehen, welches das ganze paläozoologische Wissen des letzten Drittels des 19. Jahrhunderts in übersichtlicher, auf modernen zoologischen Anschauungen beruhender Weise zusammenfaßt[1]).

Gegenwärtiger Stand des Wissens.

Die Paläozoologie ist aber nach dem Ausgeführten eine recht junge Wissenschaft, und es sind bei ihrer geringen praktischen Bedeutung und den umfangreichen Vorkenntnissen, die sie erfordert, nur wenige Kräfte vorhanden, die sich ihr ausschließlich widmen. In der Regel ist ihr Studium mit dem der Geologie verknüpft und Geologen sind es, die bei ihren Untersuchungen das meiste Material liefern. Jedoch auch die Geologie ist eine kaum ältere Wissenschaft, und so kommt es, daß fast nur die Oberfläche von Nord-, Mittel- und Westeuropa und der Vereinigten Staaten von Nordamerika seit längerer Zeit genau und planmäßig durchforscht wird. Weite Gebiete Asiens, Afrikas, Mittel- und Südamerikas, Australiens und der Südpolarländer sind noch so gut wie unerschlossen, die Tiefen der Erdkruste nur ganz lokal und gelegentlich in Bergwerken, Tunnels und Bohrungen erforscht und der Untergrund des Meeresbodens noch gar nicht.

Wie abhängig der Stand unseres Wissens von äußeren Umständen ist, zeigt am besten der berühmte Fossilfundort Solnhofen in Mittelfranken. In allen besseren Sammlungen der Welt sind Reste von dort vorhanden, das Gestein selbst aber ist im ganzen ziemlich fossilarm und nur dem Umstande, daß es als zur Lithographie nötig in großen Brüchen gewonnen wird, und daß die Arbeiter alle Fossilien ihres Geldwertes wegen sorgfältig sammeln, hat man die bedeutende Ausbeute zu danken. Auch ist hier zu erwähnen, daß kleine Reste nicht nur leichter zerstört, sondern auch schwerer gefunden und

1) Auf dieses grundlegende Werk muß betreffs genauerer Orientierung über die verschiedenen Tiergruppen verwiesen werden; deshalb sind hier im Anhange stets nur die wichtigsten seitdem erschienenen Arbeiten genannt.

meistens nur von sorgfältig suchenden Fachleuten beachtet werden. Deshalb scheinen in so vielen Tiergruppen große Formen früher eine viel bedeutendere Rolle gespielt zu haben, als es in der Tat der Fall war.

Selbst in den am besten bekannten Gebieten und in den am eingehendsten durchsuchten Schichtreihen werden immer wieder neue fossile Formen gefunden, ein untrüglicher Beweis, daß wir erst am Anfange unseres Wissens stehen, daß wir nur in bezug auf die Tiere, deren Reste im allgemeinen häufig erhalten sind, uns ein sicheres Urteil betreffs des Vorkommens oder Fehlens, d. h. über ihre räumliche und zeitliche (geologische) Verbreitung, zutrauen dürfen, und daß nur positive Befunde ganz sichere Schlüsse gestatten.

Mit diesem Stande der Wissenschaft ist es auch zu erklären, daß sie wie einst die jugendliche Zoologie in der Hauptsache die Systematik berücksichtigt, und daß die vergleichende Anatomie, Biologie und Tiergeographie bei ihr noch sehr im Rückstand sind.

Erhaltungsbedingungen der Fossilien.

Damit uns Reste von Tieren erhalten bleiben, dürfen sie nach ihrem Tode nicht lange frei liegen, sonst werden sie durch andere Organismen oder durch chemische und mechanische Einflüsse zerstört, d. h. sie werden gefressen, verwesen, werden abgerollt, verwittern (z. B. ihr Kalk wird in kohlensäurehaltigem Wasser aufgelöst), sondern sie müssen bald in ein schützendes Medium eingebettet werden.

Das findet statt, wenn Objekte in Wasser geraten, das Mineralösungen enthält und sie z. B. infolge von Abkühlung bei Thermen oder von Kohlensäureverlust als Deckschicht niederschlägt. So entstehen „Inkrustationen“ meist von kohlensaurem Kalk z. B. im Karlsbader Sprudel. Es sind das aber nur lokale Vorgänge von sehr geringer Bedeutung. Eine größere Rolle spielt, wenn Tiere an Harz kleben bleiben und in dieses vorzüglich schützende Medium eingeschlossen werden und mit ihm in Erdschichten gelangen (Kopal, Bernstein, Fig. 1), oder daß sie in Torfmoore geraten und dort durch Pflanzenwachstum begraben werden.

Noch häufiger aber kommt es vor, daß Tiere in Sümpfen oder in Erdspalten versinken oder bei vulkanischen Ausbrüchen von Asche verschüttet werden, und gar nicht selten ist, daß ihre Reste in Sedimentärgesteinen vom Wind (Löß und Dünensand) oder besonders vom Wasser (Ton und Kalkschlamm, Sand und Kies) begraben werden.

Je nach der Art der Einbettung und nach der Natur des umschließenden Mediums ist natürlich die Möglichkeit der Erhaltung von Tierresten sehr verschieden. Je besser die Luft und zirkulierendes

Wasser abgehalten sind, desto günstiger sind die Bedingungen; deshalb schützen Eis und Lehmschichten, auch Kalksteine und Moore besser als Sande, Sandsteine und lockere Tuffe. Wo lokal besonders gute Erhaltungsbedingungen gegeben sind, wie in den außerordentlich feinkörnigen Plattenkalken von Solnhofen in Mittelfranken (oberster Jura), Öningen bei Konstanz (Miocän), Mte. Bolca bei Verona (Eocän) und Hakel sowie Sahel Alma im Libanon (oberste Kreide), erhält man deshalb einen ungewöhnlich guten Einblick in die einstige Fauna.

Die Ablagerungen auf dem Festlande und im Süßwasser sind größtenteils viel unbedeutender und räumlich beschränkter als die im

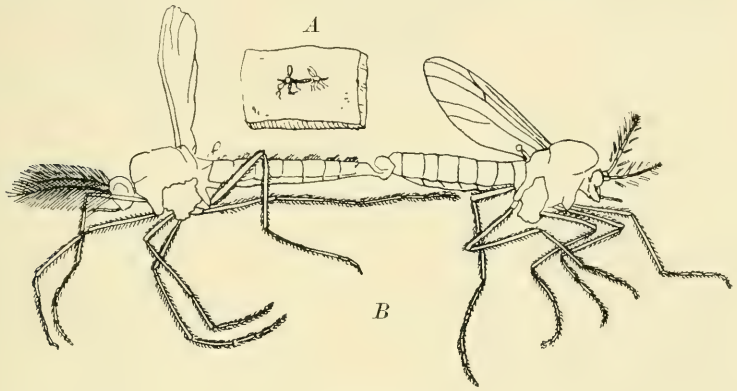


Fig. 1.
Chironomus † *Meyeri Heer* (1849) (*Diptera, Orthorhapha nematocera, Chironomidae*).
Männchen und Weibchen in Bernstein (Eocän), Ostpreußen. *A* nat. Gr., *B* vergrößert.

Meere, speziell in dessen Küstenregionen und werden wie die der Brandungszone nachträglich leicht immer wieder zerstört; deshalb sind feinkörnige Sedimentärschichten aus mäßiger Meerestiefe weitaus die wichtigsten für die Erhaltung von Tierresten.

Also sind die Aussichten auf fossile Erhaltung für die Tiere je nach ihrem Wohnorte sehr verschieden. Solche, die im Meere leben, werden am leichtesten in günstige Bedingungen geraten, Bewohner des Süßwassers und von Tiefebenen, wo immerhin die Ablagerung überwiegt, schon weniger oft, und Baumbewohner, fliegende Tiere sowie Bewohner von Gebirgen, wo ja mehr Abtragung als Ablagerung stattfindet, werden nur ausnahmsweise fossil überliefert werden.

Vor allem ist es aber der Bau der Tiere selbst, welcher von vornherein eine sehr verschiedene Erhaltungsfähigkeit bedingt. Die fast nur aus organischer Substanz bestehenden Teile (Epithel- und

Binde-Muskel- und Nervengewebe, auch Knorpel und Hornsubstanz, also Weichteile und manche Hartteile) werden leicht und rasch durch andere Organismen, vor allem durch Verwesung zerstört. Nur die chitinösen, öfters verkalkten Hartteile mancher Wirbelloser, ihre Skelette aus Kieselsäure oder kohlensaurem Kalk und die vor allem aus phosphorsaurem Kalk bestehenden Knochen und verkalkten Knorpel der Wirbeltiere, insbesondere deren feste Zähne leisten der Zerstörung großen Widerstand, sie allein sind es in der Regel, die erhalten werden oder doch deutliche Spuren in den Gesteinsschichten hinterlassen.

Die unzähligen Tiere, welche keine dieser fossil erhaltungsfähigen Hartteile besitzen, also die meisten Protozoen, Quallen, Würmer, die Tunikaten und eine sehr große Zahl von Polypen und Moostierchen und fast alle Parasiten kommen daher für die Paläozoologie fast nicht in Betracht, und bei den anderen hat sie allermeist sich nur mit solchen Hartteilen zu beschäftigen. Da nun unter den marinen Wirbellosen die pelagischen meistens nackt sind oder nur sehr zarte Hartteile ausscheiden und die Stillwasserbewohner auch ziemlich dünne Schalen haben, bieten Bodenbewohner bewegten Wassers die günstigsten Bedingungen; es macht sich sonach auch hier der Wohnort der Tiere geltend.

Demnach ist es nur eine Ausnahme, daß ganze Leichen in wenig verändertem Zustande wenigstens viele Jahrtausende erhalten werden, wie die des Mammuth (langhaariger Elephant) im Eisboden Sibiriens, doch kommt es manchmal vor, daß auch ein Teil der Weichteile, insbesondere der Muskeln, in versteinertem Zustande überliefert wird, wenn bei Anwesenheit von reichlicher Menge phosphorsauren Kalkes im Darm fleischfressender Tiere der Kalk im faulenden Eiweiß ausgefällt und so die feinste Struktur der noch weniger verwesten Teile erhalten werden kann (Fig. 2). Auch der Darminhalt oder die Kotballen können in ähnlicher Weise versteinern (Koprolithen).

Chitinöse Substanzen Wirbelloser, sehr selten auch die organische Grundlage verkalkter Knochen und Knorpel von Fischen können bei sehr geringem Luftzutritt verkohlen durch Verlust von Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff und durch entsprechendes relatives Anreichern des Kohlenstoffes. In der Regel gehen aber die organischen Substanzen rasch zugrunde, die Gerüste verlieren so ihren Gehalt an Fett, Eiweis und leimgebenden Substanzen, werden dadurch zunächst poröser und farblos (Fig. 3) und verlieren bei zusammengesetzten Skeletten nur zu oft ihre Verbindung, so daß man z. B. nur sehr selten vollständige Skelette von Seelilien oder Wirbeltier-Individuen findet.

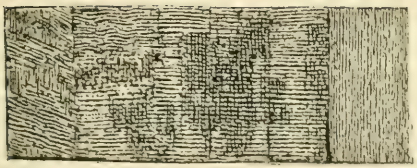


Fig. 2. † *Undina penicillata Münster* (*Ganoidei, Crossopterygii*).
Oberster Jura, Solnhofen, Franken (aus Reis 1893).
Längsschliff durch einen verkalkten Muskel $^{180}/_{1}$.

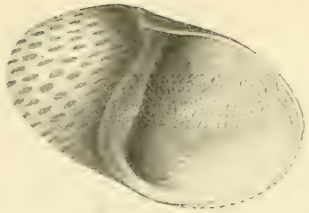


Fig. 3. † *Dicosmos maculatus Klipst.* (*O. Aspidobranchia, Neritopsidae*).
Mittlere Trias, St. Cassian in Südtirol (nach zwei Orig. in München) $^{2}/_{3}$.
Schnecke mit niederer Windung, weiter Mündung mit schwielig verdickter Innenlippe. Farbenflecken der Schale ausnahmsweise gut erhalten.

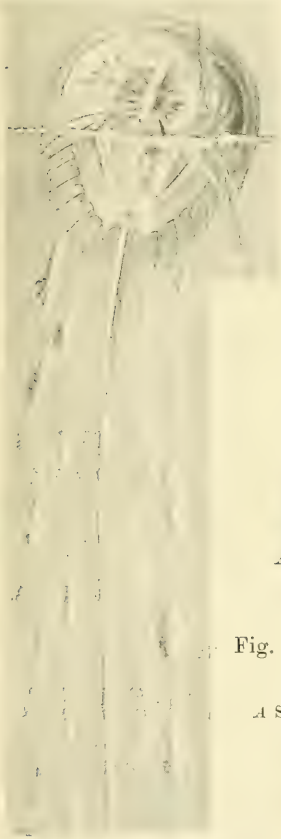


Fig. 8. *Limulus* † *Walchi Desm.* (*Merostomata, O. Xiphosura*).
Oberster Jura (Tithon), Solnhofen in Mittelfranken (Orig. in München). Panzer von oben $^{1}/_{2}$. Gewölbtes Kopfschild in der Mitte eingedrückt. Die Spuren, welche die Füße und der Schwanzstachel des Tieres vor dessen Verenden in dem weichen Schlamm hinterließen, sind auf der Gesteinsplatte deutlich erhalten.

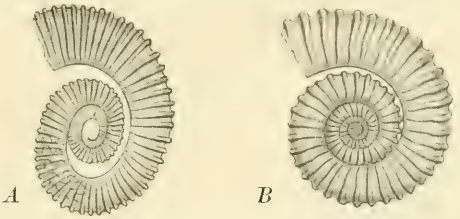


Fig. 5. † *Choristoceras* († *Ammonoidea*).
Alpine Trias (aus Mojsisovics 1893).
A Steinkern durch Verdrückung oval, *B* unverdrückter Steinkern.

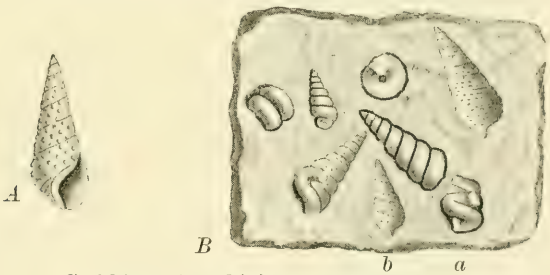


Fig. 6. *Cerithium* † *rubiginosum Eichw.* (*Prosobranchia, O. Ctenobranchia, Cerithiidae*).
Jungtertiär (oberstes Miocän), Österreich (aus Neumayr 1895).
A Schale, *B* Gestein mit Steinkernen *a* und Abdrücken *b* der Schale.

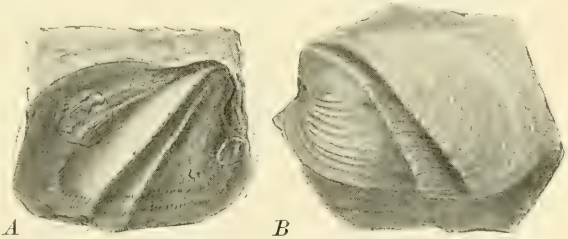


Fig. 7. † *Grammysia marginata Goldf.* (*Lamellibranchiata, O. Desmodonta*).
Unterdevon (Obere Koblenzschichten) am Rhein (aus Beush. 1895).
A Steinkern der rechten Klappe mit den zwei Muskeleindrücken und der Mantellinie, *B* Skulptursteinkern der linken Klappe mit den äußeren Anwachslinien $^{1}/_{3}$.

Falls nun die Reste auf die beschriebene Art gut eingebettet werden, dringen Schlamm und Sand in die ursprünglichen oder durch Verwesung entstandenen größeren Hohlräume und aus dem im Gestein zirkulierenden Wasser Mineralösungen, meist kohlensaurer Kalk, oft Kieselsäure, seltener Schwefeleisen, Eisenoxydhydrat usw. in die feineren und füllen sie aus. Dadurch werden die Skeletteile massiv, fest und schwer, sie „versteinern".

Es bleibt dabei nicht nur die äußere Form, sondern auch die feinere Struktur der Hartteile erhalten, so daß man in Dünnschliffen, besonders wenn gefärbte Mineralösungen eindringen, häufig bessere Bilder als bei künstlichen Injektionspräparaten rezenter Hartteile erhält (Fig. 4).

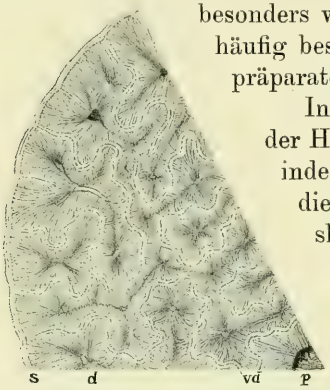


Fig. 4. † *Mastodonsaurus giganteus Jäger* († *Stegocephala*, † *Labyrinthodontidae*).

Mittlere Trias (oberer Muschelkalk), Crailsheim in Württemberg (nach E. Fraas 1889).

Ausschnitt eines Horizontalschliffes durch den unteren Teil eines Kegelzahnes, $^{20}/_{1}$. Das Dentin ist durch radiäre, labyrinthisch gewundene Einstülpungen, welche die im oberen Teil des Zahnes einfache Pulpahöhle in radiäre Fächer und sekundäre Höhlen zerteilen, äußerst kompliziert (Labyrinthstruktur, Plicidentin). *d* Dentin, *p* Pulpahöhle, *s* Schmelz, *vd* Vitrodentin.

In der Regel wird aber auch die Substanz der Hartteile selbst mehr oder weniger verändert, indem sie bald nur kristallinisch wird, wie z. B. die amorphe Kieselsäure von Radiolarienskeletten, oder indem ein Austausch von Mineralstoffen (Pseudomorphose) erfolgt, z. B. eine Verkieselung von Kalkschalen, eine Verkalkung der Kieselnadeln von Schwämmen, eine Verkiesung (Schwefelkies) von Kalkskeletten und Knochen usw. Dabei bleibt zwar die äußere Form erhalten, die feinere Struktur wird aber in der Regel zerstört; doch ist sie z. B. an ganz kristallinisch gewordenen Skeletteilen von Echinodermen nicht selten noch nachzuweisen.

Häufig wird bei solchen Umwandlungen auch die Gestalt der Hartteile verändert, und dazu kommen oft noch rein mechanische Einflüsse, wodurch sie plattgedrückt, verbogen, verzerrt oder zusammengepreßt oder in ihren Teilen verschoben werden (Fig. 5). Solche Substanzumsetzungen und Verunstaltungen erschweren natürlich sehr die Erkenntnis des ursprünglichen Baues der Reste und machen sie oft völlig unkenntlich, ja zerstören sie ganz, so besonders bei starkem Gebirgsdruck und Fältelung, bei Dolomitisierung von Kalkstein, z. B. von Korallenriffen und bei Kontaktmetamorphosen.

Gar nicht selten kommt es nun auch vor, speziell in Sandsteinen und Dolomiten, aber auch in Kalksteinen, daß allmählich die ganzen

Hartteile aufgelöst werden[1]). Es bleiben dann oft nur die zu Stein erhärteten Ausfüllungen ihrer Hohlräume, die „Steinkerne", deren Oberfläche natürlich den Abdruck der Innenwand dieser Räume wiedergibt. Ist nun die zerstörte Wand z. B. die Kalkschale eines Weichtieres oder der Chitinpanzer eines Krebses nur dünn und ihre Innenfläche der äußeren parallel gewesen, so geben die Steinkerne, die oft in ganzen Schichtreihen fast die einzigen Reste von Organismen darstellen, ziemlich gut auch deren äußere Form wieder, bei dickschaligen Tieren müssen aber beachtenswerte Unterschiede der Form der Steinkerne von derjenigen der Schale selbst sich ergeben (Fig. 6). Wird die Schale nach der Einbettung rasch von innen her aufgelöst und dann der gesamte Hohlraum vom Gestein erfüllt, so gibt die Oberfläche des Steinkernes die Form der Schalenaußenfläche wieder als „Skulpturs teinkern", wie sie sich in manchen Schichten finden (Fig. 7).

Recht oft bleiben überhaupt die Hartteile nur so lange erhalten, daß in dem erhärtenden Medium nichts als ein „Abdruck" ihrer Oberflächenform bewahrt wird. Ein besonders günstiger Fall dieser Art ist die Konservierung in fossilem Harz, in welchem die äußere Form auch der zartesten Teile von Insekten usw. auf das genaueste wiedergegeben ist, während die Reste der Tiere selbst ganz eingetrocknet oder zerstört sind (Fig. 1, S. 5). Durch künstliche Ausgüsse (mit Wachs, Guttapercha, Leim, Schwefel, Gips) erhält man aber häufig auch bei gewöhnlichen Abdrücken eine gute Vorstellung der ursprünglichen Gestalt der fossilen Reste.

Derselbe Vorgang findet übrigens auch in der Natur öfters statt, indem auf weichem Schlamme oder Sand die so vergänglichen Quallen oder die Füße von Krebsen und Wirbeltieren oder kriechende Würmer Eindrücke hinterlassen und über die eventuell durch Austrocknen erhärtete Form rasch durch Wind oder Wasser eine schützende Deckschicht ausgebreitet wird, deren Unterfläche dann das Hochrelief der betreffenden Spuren wiedergibt.

Manche Sandsteinschichten enthalten solche Tierfährten in großer Zahl, die Aufschluß über die Form an sich nicht erhaltungsfähiger Teile und über die Bewegungsart der Tiere geben können. Nur äußerst selten findet man aber Reste der betreffenden Tiere zusammen mit ihnen (Fig. 8, S. 7) und ebenso verhält es sich bei den öfters

1) Die Kalkschalen und -Skelette Wirbelloser verhalten sich dagegen auffällig verschieden. Korallenkelche und die meisten Molluskenschalen werden z. B. sehr leicht aufgelöst, die Schalen von Austern, Kammmuscheln, Brachiopoden und Echinodermen viel schwerer, was hauptsächlich mit der verschiedenen Struktur und nur z. T. damit zusammenhängt, daß Aragonit sich leichter löst als Kalkspat.

erhaltenen Bohrlöchern wirbelloser Tiere, so daß man auf das Vorhandensein vieler Tiere aus derartigen dürftigen Spuren schließen muß, die man ebenso wie die Steinkerne und die wirklichen Reste als Fossilien (*fossilis* = ausgegraben) bezeichnet.

Aus all dem Ausgeführten geht hervor, daß die Überlieferung von Tierresten eine sehr unvollkommene und lückenhafte sein muß. Wir können also durch sie nur ein recht unvollständiges Bild der früheren Lebewelt erhalten, und es ist die Zahl der in Resten oder Spuren bekannten Tiere im Vergleich zu denjenigen, die wirklich gelebt haben, sicherlich eine sehr geringe, und es kann das Verhältnis der uns bekannten fossilen Angehörigen einer Tiergruppe zu einer andern je nach deren Erhaltungsfähigkeit und der Natur des umschließenden Gesteines ein äußerst wechselndes sein.

Die Paläozoologie hat also mit den größten Schwierigkeiten zu kämpfen, da sie trotz der Unvollkommenheit der Überlieferung nicht nur den Gesamtbau der Tiere klarlegen, sondern auf Grund dieser Kenntnisse auch Schlüsse weitgehender Art ziehen soll. Aber gerade das bildet einen großen Reiz, durch ausdauernde geduldige Arbeit, scharfsinnige Prüfung und geschickte Kombination dieser Schwierigkeiten möglichst Herr zu werden.

Beziehungen der Paläozoologie zu anderen Naturwissenschaften.

Wie schon der Name unserer Wissenschaft ausdrückt und wie aus ihren eingangs erwähnten Aufgaben hervorgeht, muß sie in erster Linie als ein Teil der Zoologie im weitesten Sinne aufgefaßt werden. Wie der Zoologe hat ja der Paläozoologe sich mit der Morphologie und Anatomie der Tiere zu beschäftigen und daraus sowie allerdings auch aus der Art der Erhaltung und des Vorkommens der Reste Schlüsse auf die Ontogenie, Physiologie und Biologie, auf Tiergeographie, Systematik und Phylogenie zu ziehen.

Dazu muß er natürlich über genügende Kenntnisse in all den betreffenden Zweigen der Zoologie verfügen und stets die so viel besser bekannten oder doch leichter und exakter zu erforschenden Verhältnisse der jetzigen Lebewelt in Vergleich ziehen, kurz stets die Einheit der Tierwelt und damit der Wissenschaften, die sich mit ihr beschäftigen, im Auge behalten.

Nachgewiesenermaßen werden aber in älteren Perioden die Tierformen immer fremdartiger und treten auch in ganz anderer Vergesellschaftung auf; die topographischen und klimatischen Verhältnisse waren ganz verschiedene, und es ist nicht unmöglich, daß noch weitere wesentliche Bedingungen erheblich anders waren als in der

Gegenwart. Deshalb verlieren Analogieschlüsse immer mehr an Sicherheit und Geltung, je weiter man sich von ihr entfernt.

Umgekehrt hat aber auch die Paläozoologie die größte Bedeutung für die meisten Zweige der Zoologie.

Da sie sich vor allem auf das Eingehendste mit der Gestalt und dem Bau der fossil erhaltungsfähigen Hartteile beschäftigt, so wird deren Studium in erster Linie von Paläontologen gefördert. Speziell die Wissenschaft der vergleichenden Anatomie ist ohne Berücksichtigung des ergänzenden fossilen Materials gar nicht denkbar; ist ja doch ihr Begründer G. Cuvier zugleich der bedeutendste Mitschöpfer der Paläozoologie und hat sich infolgedessen die vergleichende Anatomie zunächst als solche der Skeletteile ausgebildet.

Daß ferner das Studium der fossilen Reste wichtige Gesichtspunkte für die Beurteilung systematisch brauchbarer Merkmale schafft, ist selbstverständlich. Noch viel größer ist aber die Bedeutung unserer Wissenschaft für die zoologische Systematik dadurch, daß nur mit Berücksichtigung der fossilen ausgestorbenen Tierformen ein System der Tierwelt geschaffen werden kann, das einigermaßen den tatsächlichen Verwandschaftsverhältnissen entspricht. Mißlich ist dabei jedoch, daß der Paläontologe notwendigerweise einen einseitigen Standpunkt einnimmt, indem er seine Einteilung auf Merkmale der normalerweise allein erhaltungsfähigen Hartteile gründen muß, obwohl sie nur zu oft schlechten Aufschluß über den Bau und die systematische Stellung der betreffenden Tiere geben können, wie z. B. viele Schneckenschalen (Fig. 9).

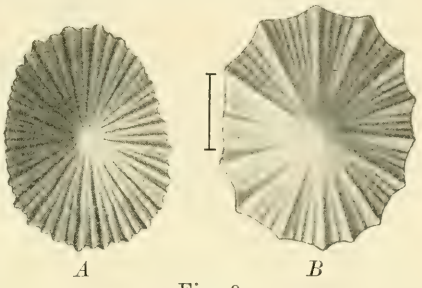


Fig. 9.

A Patella † Rathieri Loriol (*Prosobranchia, O. Aspidobranchia, U. O. Docoglossa*). Oberer Jura, Tonnère, Yonne (aus de Loriol 1893).

B Siphonaria † crassicostata Deshayes (*Pulmonata, U. O. Basommatophora*) vergr. Alttertiär (Mitteleocän), Paris (aus Deshayes 1866). Gehäuse von oben kaum unterscheidbar, innerer Muskeleindruck und Weichtier verschieden.

Für die Ontogenie und Biologie kann die Paläozoologie wenigstens in einigen Fällen ergänzendes Material beibringen, für erstere, wenn die Jugendstadien ausgestorbener Tiere fossil erhaltungsfähige Teile besitzen, z. B. die Rückenpanzer der † Trilobiten (Fig. 10) oder wenn an den Hartteilen sich die Wachstumsstadien verfolgen lassen, wie an den Kelchen der Korallen, den Schalenwindungen von Schnecken und Cephalopoden, im zweiten Falle, wenn z. B. Speisereste im Körperinnern

oder Kotballen sich erhalten haben, Kriechspuren sich finden oder Symbiosen und Parasitenspuren sich nachweisen lassen (Fig. 11).

Die größte Bedeutung hat aber die Paläozoologie für die genannten Wissenschaften infolge des Sieges der Entwicklungs- oder Deszendenztheorie gewonnen.

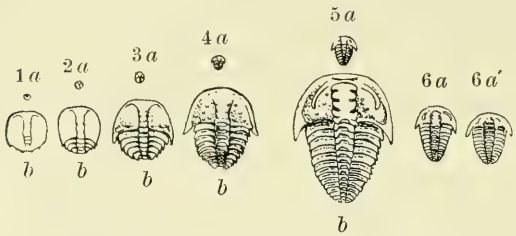


Fig. 10. † *Sao hirsuta Barr.* (1852) (*Entomostraca*, † *Trilobita*, † *Olenidae*).
Mittelkambrium, Skrey, Böhmen.
Einige Stadien der Ontogenie des Rückenpanzers von oben, *a* in nat. Gr., *b* vergrößert. Vor allem nimmt die Zahl der freien Brustsegmente allmählich zu.

Auf deren Begründung kann hier nicht eingegangen werden, hervorzuheben ist aber, daß von den ersten Vertretern unserer Wissenschaft Cuvier der schärfste Gegner dieser Theorie war, Lamarck aber einer ihrer wichtigsten Autoren, und daß zwar gerade jener ihr Aufkommen für Jahrzehnte hinderte, daß jedoch der bedeutende Paläontologe und Zoologe Bronn die erste deutsche Übersetzung von Ch. Darwins grundlegendem Werke (On the origin of species by means of natural selection 1859) anfertigte.

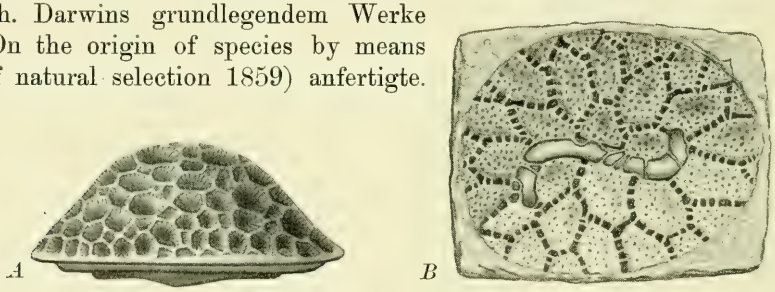


Fig. 11. † *Pleurodictyum* († *Tabulata F.*, † *Favositidae*).
A Pl. stylophorum Eaton. Mitteldevon (Hamilton-Stufe), New York (aus F. Römer 1876). Stock seitlich $^1/_1$. *B Pl. problematicum Goldf.* Unterdevon, Eifel (Orig. in München).
Steinkern des Stockes von unten $^2/_1$. Zeigt die Ausfüllungen der Zellen mit den Eindrücken ihrer Wandstacheln, sowie die der Wandporen, die sich z. T. um den eingeschlossenen wurmförmigen Steinkern herumbiegen und so beweisen, daß der ? Wurm in dem lebenden Stock schon vorhanden war, also in Parasitismus oder Symbiose lebte.

Die große Mehrzahl der Paläontologen gehört seit den siebziger Jahren zu den eifrigsten Vorkämpfern der Theorie und hat schon wichtiges Material zur Klärung dieser umfassenden Frage beigebracht. Allerdings kann der Paläozoologe keine direkten unzweifelhaften Beweise für die Richtigkeit der Entwicklungstheorie liefern, sondern höchstens Wahrscheinlichkeitsbeweise. Denn er ist nicht in der

Lage, den Vorgang der Entwicklung direkt zu beobachten oder Experimente (Zuchtversuche usw.) anzustellen, auch kann er die dabei maßgebenden Gesetze nur schwer ergründen. Er hat es ja nur mit mehr oder minder unvollständigen Resten und Spuren von Tierleichen zu tun und kennt die früheren Lebensbedingungen nur höchst unvollkommen, er muß vielmehr auf sie und die Lebenstätigkeit der Tiere nur aus der Form der Fossilien und der Art ihres Vorkommens Schlüsse ziehen.

Trotzdem ist es der Paläozoologie gelungen, im Verein mit der Geologie gegnerischen Anschauungen, speziell der Kataklysmentheorie Cuviers, die eine periodische plötzliche Vernichtung und Neuschöpfung der Lebewelt im Laufe der Erdgeschichte forderte, jede Basis zu entziehen, dann aber auch eine Reihe von Wahrscheinlichkeitsbeweisen für die Richtigkeit des Grundgedankens, daß eine allmähliche Entwicklung der Tierwelt stattfand, beizubringen und endlich wichtiges Material für die Frage nach den dabei maßgebenden Gesetzen zu liefern.

Die größte Bedeutung hat aber die Paläozoologie für die Stammesgeschichte (Phylogenie), denn sie allein ist imstande, direkte Beweise für die einstige Existenz der Ahnen der jetzigen Tiere beizubringen und uns über deren Bau und Lebensweise, räumliche und zeitliche Verbreitung aufzuklären.

Besonders von Wert ist dies gegenüber den Resultaten der Embryologie; denn nach dem vor allem von E. Häckel betonten „biogenetischen Gesetze“ sollen die Organismen in ihrer Ontogenie in kurzer und vereinfachter Weise die Stammesgeschichte wiederholen. Diese Hinweise auf die Phylogenie sind aber nur zu oft so allgemeiner Natur oder so infolge der Besonderheiten des Embryonal- oder Larvenlebens getrübt und zeitlich verschoben, daß sie ohne ihre Bestätigung durch paläontologische Befunde, wobei die Vorfahren in ihrer wahren zeitlichen Folge und ihrer ausgebildeten Gestalt nachgewiesen werden können, nur von ziemlich fraglichem Werte sind.

Im folgenden wird noch genug auf spezielle Probleme dieser Art einzugehen sein, und am Schlusse des zweiten Bandes sollen die Hauptergebnisse zusammengefaßt werden. Hier sei nur betont, daß bei der Jugend unserer Wissenschaft und der Unvollständigkeit der Überlieferung selbstverständlich nur Anfänge eines einigermaßen klaren Überblicks über stammesgeschichtliche Fragen vorliegen können. Gewiß ist jedenfalls, daß durch die Entwicklungstheorie die genetische Betrachtung der Lebewelt maßgebend geworden ist, und daß erst dadurch die eingangs hervorgehobene Bedeutung der Paläozoologie als historische Wissenschaft zur vollen Geltung kommen konnte.

Besonders wichtig ist in dieser Beziehung die enge Verbindung der Paläozoologie mit der Geologie, wobei auch ihre Bedeutung für die Tiergeographie und physikalische Geographie hervortritt.

Die meisten Fossilien werden ja von Geologen gefunden und beschrieben, wie oben erwähnt; doch darf dabei nicht verschwiegen werden, daß infolgedessen nur zu viele Bearbeitungen von Fossilien von mehr oder minder ungenügenden zoologischen Kenntnissen der Autoren zeugen oder doch nur im einseitig stratigraphischen Interesse ausgeführt sind.

Aber nur im Bunde mit der Geologie kann die so außerordentlich wichtige Zeitenfolge, in welcher die verschiedenen Tierformen auftreten und verschwinden, festgestellt werden, und nur unter Berücksichtigung sowohl des Charakters der Ablagerungen als der darin enthaltenen Fossilien können Schlüsse auf die Lebensweise der Tiere gezogen werden, ob diese z. B. im Süßwasser oder im Meere, am Strande oder in der Tiefsee lebten. Andererseits darf man nur nach Untersuchungen in der genannten beiderseitigen Richtung Fragen nach der früheren Verbreitung von Land und Meer und den einstigen klimatischen Bedingungen und deren Veränderungen in Angriff zu nehmen wagen.

Nach der jetzigen genetischen Auffassung der Probleme ist die heutige Verbreitung der Tiere bloß zu verstehen, wenn man nicht nur über deren Stammesgeschichte, sondern auch über ihr Entstehungszentrum, ihre Ausbreitung und Wanderungen Bescheid weiß, wozu eine Kenntnis der einstigen topographischen und klimatischen Verhältnisse und ihres Wechsels unerläßlich ist. Kurz, um wissenschaftliche Tiergeographie zu treiben, muß man außer zoologischen und geographischen auch eingehende paläozoologische und geologische Kenntnisse besitzen.

Endlich ist die Paläozoologie auch unbedingt für die Geologie nötig. Faßt man diese als Erdgeschichte im weitesten Sinne auf, so gehört ja die Geschichte der Tierwelt ebenfalls zu ihr. Die Tiere haben aber auch für die Gesteinskunde, die Petrographie, Bedeutung, weil ihre Reste oft so angehäuft sind, daß sie gesteinsbildend auftreten, z. B. in den Korallenriffkalken, den Foraminiferen- und Coccolithen-Gesteinen (Fig. 12), während bohrende und grabende Tiere zerstörend und umlagernd wirken.

Aus dem Charakter und der Erhaltungsart der Fossilien lassen sich weiterhin wichtige Schlüsse auf die Art der Ablagerung und Umbildung der sie enthaltenden Schichten ziehen. Ersteres ist natürlich mit für die Entscheidung der Frage wichtig, ob das betreffende

Gestein eine Land-, Süßwasser-, oder Meeresablagerung ist, ob es im Seichtwasser oder in der Tiefsee, in Küstennähe oder -Ferne entstand, d. h. welcher „Fazies“ es angehört. Darunter versteht man den Gesamtcharakter eines Gesteins und der darin enthaltenen Fossilien, soweit er durch die bei der Entstehung maßgebenden örtlichen Verhältnisse bedingt ist.[1])

Schon W. Smith und Brogniart erkannten endlich um Beginn des vorigen Jahrhunderts, daß in gleichaltrigen Schichten gleicher Fazies gleiche oder doch sehr ähnliche Fossilarten vorkommen, und daß der Charakter der Fossilien sich je nach dem geologischen Alter der Ablagerungen gesetzmäßig ändert. Da nun infolge des häufigen Wechsels der Grenzen von Land und Meer und nachträglicher Zerstörung nirgends längere lückenlose Reihen von Ablagerungen sich folgen, muß die „stratigraphische Geologie“ die Lücken durch Vergleich der Schichtfolgen aller möglichen Orte auszufüllen suchen. Dabei, ebenso wie bei verwickelter Lagerung der Schichten infolge von Gebirgsbildung, kann sie nur mit Feststellung des petrographischen Charakters und der Lage der Gesteine wenig erreichen; sie muß sich vor allem auf die Fossilien stützen.

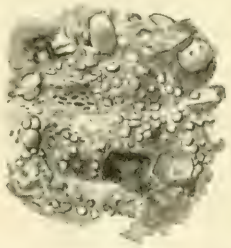


Fig. 12. *Nummuliten-Kalk.* Eocän, Deir el Nakl, Ägypten (aus Lankaster 1903). Mit *Nummulites † biarritzensis d'Arch.*, der großen (mikrosphärischen) *B*-Form und *Nummulites † Guettardi d'Arch.*, der kleinen viel häufigeren (megalosphärischen) *A*-Form $^1/_1$.

Sie sind also zur Bestimmung der Fazies und der Altersverhältnisse brauchbar und spielen so als „Leitfossilien“ eine Ausschlag gebende Rolle (Fig. 13). Für ersteren Zweck sind vor allem vom Untergrund abhängige Tiere, also bewegliche oder festsitzende Bodenbewohner

1) Eine marine Küstenfazies ist z. B. durch das Auftreten oft ziemlich grobkörniger Sedimente und den Gehalt der für die Küstenzone charakteristischen Tiere (dickschalige Muscheln, Schnecken und Seeigel, festsitzende und bohrende Muscheln, gewisse Krustazeen wie die Balaniden, Riffkorallen usw.) gekennzeichnet. Man kann bei ihr aber noch eine tonige, sandige oder Korallenrifffazies unterscheiden, denn auf Ton oder Sandboden oder einem Korallenriff lebt eine verschiedene charakteristische Tiergesellschaft. Für tieferes unbewegtes Wasser, „Stillwasser“, sind feine gleichartigere Sedimente und andere Tiere mit dünnen Schalen charakteristisch, die küstenferne (pelagische) Fazies ist aber keineswegs vor allem durch Reste planktonischer Tiere gekennzeichnet, denn sie können bei dem Niedersinken auf den Grund in alle möglichen Ablagerungen gelangen. Es ist ja stets daran zu denken, daß die Reste von planktonischen Tieren infolge der Meeresströmungen an Orten sich anhäufen konnten, an denen nicht das Wohngebiet der Tiere war, ebenso wie in marine Ablagerungen Reste von Süßwasser- und Landbewohnern eingeschwemmt werden können, ohne daß eine Brackwasserfazies vorliegt.

(vagiles und sessiles Benthos) brauchbar, für Altersvergleiche aber solche, die möglichst von lokalen Verhältnissen, also auch von der Fazies unabhängig, weit verbreitet und geologisch kurzlebig sind. Da die Lösung derartiger Fragen oft für die Auffindung nutzbarer Mineralien oder Wassererschließung nötig ist, haben die Leitfossilien auch erhebliche praktische Bedeutung. Ihre allzu starke Berücksichtigung hat aber auch manche Nachteile für die Paläontologie. Denn der Geologe hat ein Interesse, alle Reste, welche für die zu untersuchenden Schichten charakteristisch sind, zu beschreiben und zu benennen; es sind dies aber nicht selten vom paläozoologischen Standpunkte aus ganz undefinierbare Gebilde oder doch nicht näher bestimmbare Fossilien, und durch ihr Hereinziehen in das zoologisch geordnete System wird ein Ballast mitgeschleppt, der große Schwierigkeiten und ständige Unsicherheit schafft.

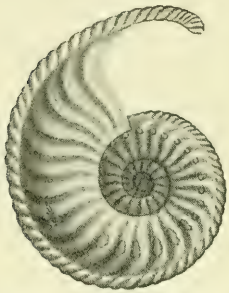


Fig. 13. † *Amaltheus margaritatus Montf.* († *Ammonoidea,* † *Amaltheidae*) (aus Quenstedt 1883/85).

Leitfossil für den mittleren Lias von Süddeutschland, Frankreich, Alpen, Kaukasien, Sibirien, Südamerika usw.

Es ist deshalb für den Paläozoologen nötig, solche Fossilien als „incertae sedis" abzusondern und bei den im System berücksichtigten stets zu bemerken, ob sie gut und möglichst vollständig erhalten sind oder nicht. Wirbeltier-Genera oder Arten z. B., die nur auf isolierte Zähne oder Skeletteile begründet sind oder solche fossile Krebse, von welchen man nur isolierte Scheeren oder nur den Kopfbrustpanzer kennt, dürfen nicht einfach als gleichwertig mit rezenten, deren ganzer Körper, oder fossilen, deren vollständiges Skelett bekannt ist, aufgeführt werden. Deshalb sind im folgenden die ausgestorbenen Formen stets durch ein vorgesetztes † bezeichnet und ist möglichst genau angegeben, was für Reste man von ihnen gefunden hat.

Wegen der großen Bedeutung, welche die Feststellung nicht nur der räumlichen, sondern vor allem der zeitlichen Verbreitung der Tiere hat, ist hier eine stratigraphische Tabelle eingefügt, nach der im folgenden verfahren wird. Es ist dazu zu bemerken, daß wie bei der Geschichte der Menschheit gemäß der Entwicklung der Wissenschaften in Europa die Epochen den Verhältnissen der Mittelmeer- und speziell der west- und mitteleuropäischen Länder entsprechen und unter sich nicht scharf getrennt und sehr ungleich lang sind, so auch in der Geologie. Das Archaikum und Eozoikum würde danach der prähistorischen Zeit, das Paläozoikum dem Altertum, das Mesozoikum dem Mittelalter und das Känozoikum der Neuzeit entsprechen.

Aus dem Archaikum kennt man keine, aus dem Eozoikum nur wenige dürftig erhaltene Fossilien, offenbar sind die allermeisten durch chemische und mechanische Vorgänge zerstört worden. Vom Paläozoikum an aber sind alle Abschnitte auf den Charakter ihrer Faunen und z. T. auch Floren und auf topographische Verschiebungen und dadurch bedingte Lücken in der Ablagerung und Fazieswechsel begründet; und zwar ist die Einteilung in der Hauptsache auf die marinen Faunen basiert, weil sie, wie auf Seite 5 ausgeführt, am reichsten und leidlich lückenlos vorliegen. Land- und Süßwasserablagerungen findet man in den bestbekannten Gebieten außer im Diluvium und Tertiär fast nur im Karbon, dem unteren Perm und in der Trias sehr reich entwickelt.

Auf die vielfach gestellte Frage, wie alt die Fossilien seien, läßt sich nur antworten, daß ihr Alter bloß relativ, entsprechend den Abschnitten der Tabelle, sich feststellen läßt. Man hat noch keinerlei Anhalt für die Annahme bestimmter Jahreszahlen, und auch die relative Dauer der einzelnen Epochen läßt sich nur nach ganz rohen und ungenauen Methoden abschätzen, vor allem nach der größten Mächtigkeit der in jeder Epoche abgelagerten Schichten.

Sicher ist nur, daß die ganze, Tausende von Jahren umfassende historische Zeit nur den kleinsten Unterabteilungen der Formationen entspricht, daß man also mit Millionen von Jahren rechnen muß, daß die großen Ären wie die Perioden sehr ungleich lang sind, und daß die ersteren von den ältesten zur jüngsten an Dauer stark abnehmen. In einer Schätzung ist das so ausgedrückt, daß das Paläozoikum sich = 12, das Mesozoikum = 3 und das Känozoikum = 1 setzen ließe. Es wurde dies hier angenommen und auch für die Perioden entsprechend verschiedene Dauer angesetzt, um die Ungleichheit der Abschnitte möglichst hervorzuheben; doch ist nochmals ausdrücklich die Mangelhaftigkeit solcher Schätzungen zu betonen.

Weltalter (Ära)	Periode (Formation) [1]		Stufe
Känozoikum	Quartär		Alluvium (Gegenwart) Diluvium (Pleistocän)
	Tertiär	Jungtertiär (Neogen)	Pliocän Miocän
		Alttertiär (Paläogen)	Oligocän Eocän Paleocän

1) Die relative Länge der Perioden ist erst in den folgenden Tabellen wiederzugeben versucht. Von den Stufen sind nur die bekanntesten Namen erwähnt.

Weltalter (Ära)	Periode (Formation)		Stufe
Mesozoikum	Kreide	Obere Kreide	Danien Senon Turon Cenoman
		Untere Kreide	Gault (Albien) Aptien Neokom
	Jura	Oberer Jura (Malm)	Tithon Kimmeridge Oxford-Stufe Kelloway
		Mittlerer Jura (Dogger)	Bathstufe Bajocien
		Unterer Jura (Lias)	
	Trias	Obere Trias (Keuper)	Rhät Mittlerer Keuper Unterer Keuper
		Mittl. Trias (Muschelkalk)	
		Unt. Trias (Buntsandstein)	Röth Mittlerer Buntsandstein Unterer Buntsandstein
Paläozoikum	Perm (Dyas)	Oberes Perm (Zechstein)	
		Unteres Perm (Rotliegend.)	
	Karbon	Oberes Karbon (Produkt.) Unteres Karbon (Kulm)	
	Devon	Oberdevon	
		Mitteldevon	Eifelstufe
		Unterdevon	Koblenzstufe Gedinnien
	Silur	Obersilur (Gothlandien)	Ludlowstufe Wenlockstufe Llandoverystufe
		Untersilur (Ordovicien)	Bala-Caradocstufe Llandailostufe Arenigstufe Tremadocstufe
	Kambrium	Oberkambrium (Olenuszeit)	
		Mittelkambrium (Paradoxideszeit)	
		Unterkambrium (Olenelluszeit)	
Archaikum	Präkambrium (Eozoikum)		

Das Skelett.

Da wir es fast ausschließlich mit den Hartteilen der Tiere zu tun haben, ist es von Wichtigkeit, das Wesen, die Bedeutung und Bildung der Skelette im allgemeinen sich klar zu machen, um die Gesetzmäßigkeiten bei der großen Mannigfaltigkeit zu erkennen. Sie äußert sich ja nicht nur in der Form und Struktur, sondern auch in der chemischen Zusammensetzung.

Die verschiedensten Substanzen können sich am Aufbau beteiligen. So kann es zunächst rein organisch sein, aus Gallerte bestehen, die bei den Quallen knorpelige Härte erreichen kann, aus Spongin bei den Hornschwämmen, aus Zellulose bei den Tunikaten, aus Konchin bei den Weichtieren, aus Chitin bei den Insekten, aus Horn bei vielen Alcyonaria und den Antipatharia und bei den Schuppen der Reptilien, aus Bindegewebe und Knorpel bei Cephalopoden und niederen Wirbeltieren. Konchin, Chitin, hornige Teile mancher Wirbellosen, Bindegewebe und Knorpel können aber auch verkalken, indem sie mehr oder weniger phosphorsauren oder auch kohlensauren Kalk aufnehmen.

Solche Skelettarten leiten über zu denjenigen, bei welchen die stets vorhandene organische Grundlage ganz zurücktritt, und das Skelett fast vollständig aus kohlensaurem Kalk in der Form von Calcit, wie bei den Foraminiferen, den Stachelhäutern und meisten Brachiopoden, oder von Aragonit, wie bei den Korallen und der Mehrzahl der Weichtiere, besteht. Oder es setzt sich aus phosphorsaurem Kalk mit geringer Beimengung von kohlensaurem Kalk zusammen, wie bei den Knochen der Wirbeltiere, bei deren Zähnen noch etwas Fluorcalcium dazukommt, oder endlich aus amorpher Kieselsäure, wie bei den meisten Radiolarien und den Kieselschwämmen, oder aus Silikaten, wie bei einem Teil der Radiolarien.

Nicht selten können aber bei Einzelligen und Wirbellosen auch fremde Skeletteile oder anorganische harte Körperchen wie z. B. Sandkörner aufgenommen und durch organische Substanz oder kohlensauren Kalk oder Kieselsäure, selten auch durch Eisenverbindungen verkittet werden, so bei vielen Foraminiferen, manchen Hornschwämmen, Röhrenwürmern und Phryganidenlarven.

Ist schon mindestens die Grundlage aller Skelette eine organische, so werden sie auch stets durch die Tätigkeit lebender Zellen der Embryonen, Larven oder reifen Tiere gebildet. Einfache chemische Niederschläge finden dabei kaum statt, und direkte Kristallisationsvorgänge spielen nur bei manchen Wirbellosen wahrscheinlich eine Rolle, es handelt sich vielmehr in der Regel wohl um recht verwickelte Prozesse.

Bald wird dabei das Skelett cuticulaartig ausgeschieden, wie bei den meisten Wirbellosen, wobei die Oberhaut allerdings manchmal

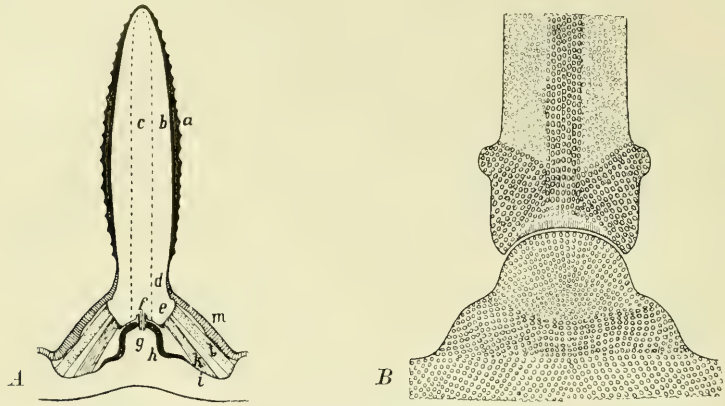


Fig. 14. Längsschnitte durch einen Seeigelstachel, der auf der Stachelwarze gelenkt. *A Cidaris sp.*, schematisch (aus Lang 1894.) *a* Rindenschicht, *b* Mittelschicht, *c* Achse, *d* Hals, *e* Kopf, *f* Achsenband, *g* Warzenkopf mit Grube für das Achsenband, *h* Warzenhals, *i* Warzenhof, *k* Bandhülle um das Gelenk, *l* Ringmuskel, *m* Oberhaut. *B Sphaerechinus esculentus L.* rezent. (aus Fraas 1886). Das vergrößerte Kalkskelett zeigt in der Anordnung seiner Bälkchen deutlich die Beeinflussung durch den Druck im Gelenk und durch den Muskelzug.

stark eingefaltet wird, so bei der Bildung der Kalksepten der Korallen, bald werden die Skelettelemente im Innern der Gewebe intrazellulär wie die Nadeln der Schwämme und der Stachelhäuter und die *Spiculae* der Alcyonarier gebildet.

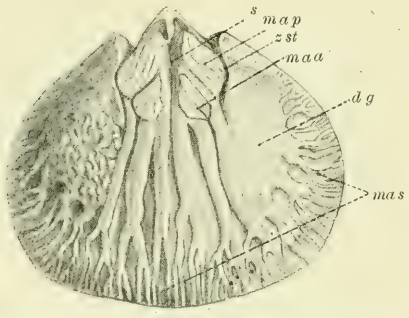


Fig. 15. † *Orthis striatula Schloth.* (*Brachiopoda, Strophomenacea*).
Devon, Rheinlande (aus Davidson 1851). Dorsalseite des Steinkernes mit Abdrücken *d g* des dorsalen Geschlechtsorgans, *m a s* der Mantelsinusse, *m a a* und *m a p* der vorderen und hinteren Schließmuskelansätze, *s* des Medienseptums, *z st* der Zahnstützen.

Die Gestalt, in welcher die Skeletteile angelegt werden, ist also abhängig von der Form der schon vorhandenen, sie umgebenden und bildenden Weichteile.

Äußert sich schon hierin die sekundäre Stellung der Skelette gegenüber den Weichteilen, so geht sie ferner noch daraus hervor, daß auch später ihre Form durch sie beeinflußt wird. So ist die Gestalt und Struktur der Knochen vom Muskelzug abhängig und ändert sich mit ihm (Fig. 14), und ein angepreßtes Blutgefäß weicht dem Knochen oder der Schale nicht aus, sondern bringt sie zum Schwinden und erzeugt so einen Gefäßeindruck (Fig. 15);

auch können Hartteile wieder aufgelöst (resorbiert) und darauf oder nach Verletzungen wiederhergestellt werden. Es beruht das auf der Gesetzmäßigkeit, daß die von intensiverem Leben durchfluteten Weichteile den weniger im Stoffwechsel stehenden Hartgebilden überlegen sind.

Wenn einerseits solche Erwägungen den Paläozoologen vor der ihm naheliegenden Überschätzung der Bedeutung der Hartteile bewahren müssen, so erhellt andererseits aus ihnen, daß das genaue Studium der Skelette die mannigfachsten Schlüsse auf die Natur der sie bildenden und umgebenden Weichteile zuläßt. Es können so selbst isolierte Bruchstücke, wenn sie nur die feine Struktur gut erkennen lassen, von großem Werte sein; denn deren Erkenntnis ist für die Erforschung der Entstehungsart und Funktion und insbesondere sehr oft auch der systematischen Bedeutung der Skelette unbedingt nötig.

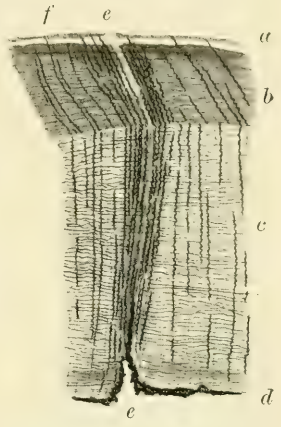


Fig. 16. *Limulus polyphemus L.* rezent (nach Orig.). Querschnitt durch den Rückenpanzer, stark vergr. *a* Cuticula, *b* gefärbte Schicht, *c* stark verkalkte Schicht, *d* unverkalkte Schicht, *e* Kanal, wohl für ein Sinneshaar, *f* feine Röhrchen, *b* und *c* sind sehr fein geschichtet.

Die von Epithelien ausgeschiedenen Hartteile sind zwar oft einfach dicht, lassen aber dabei sehr häufig eine der Ablagerungsfläche parallele Schichtung erkennen, wie z. B. die Epithek der Korallen, die Perlmuttersubstanz der Weichtiere und die Röhrenknochenrinde der Wirbeltiere in ihren Haversischen Lamellen. Abgesehen von Öffnungen zum Durchtritt mancher Organe, z. B. Poren für die Ambulakralfüßchen der Seeigel, Nervenlöcher im Schädel der Wirbeltiere, sind in den Hartteilen aber oft noch Hohlräume für Weichteile, die zu ihrer Ernährung dienen, so die Blutgefäß- (Haversischen) Kanäle und Knochenkörperchen in den Knochen und die im allgemeinen senkrecht zur Schichtung verlaufenden feinen Poren und einfachen oder mannigfach verzweigten Röhrchen für Fortsätze der Epithelzellen wie in Krebspanzern und in der Zahnsubstanz (Fig. 4, S. 8 und Fig. 16).

Nicht selten erweisen sich übrigens die Kalkschichten als aus kleinen Prismen aufgebaut, die senkrecht oder schräg zur Oberfläche stehen und unter sich gewöhnlich parallel sind, so bei den Konchylien (Fig. 17), den meisten Brachiopoden und dem Schmelz der Säugetierzähne.

Im Knorpel der Haifische kommt auch eine körnelige Anordnung der Kalkteilchen neben einer grobprismatischen der Oberfläche vor,

und bei den Korallen sind winzige, im Innern strahlig aufgebaute Kalkkörperchen, bei den Schwämmen meist Kiesel- oder Kalknadeln von kristallartiger Regelmäßigkeit vorhanden. Bei den Hydrozoen wiederum ist das Kalkskelett oft insofern ein lockeres, als z. B. bei den Milleporen und † Stromatoporen ein vielverzweigtes Balkennetz sich findet, während für die Stachelhäuter eine sehr regelmäßige Balkennetzstruktur bezeichnend ist (Fig. 14*B*, S. 20).

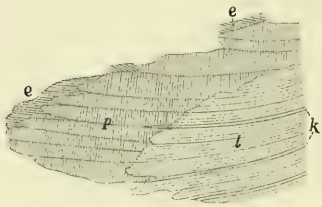


Fig. 17.
Prismenstruktur der äußeren Kalkschicht *p* von *Margaritana* (*Lamellibranchiata*) rezent (aus O. Römer 1903).
Querschliff durch den Schalenrand. Lupenvergr. *e* Organische Epidermis (Konchin), *p* Prismenschicht, *l* lamellöse Perlmutterschicht mit Konchinzwischenlagen *k*.

Vielfach ist übrigens ein Skelettelement aus chemisch und strukturell verschiedenen Teilen aufgebaut; so besteht das Gehäuse mancher Foraminiferen innen aus Kalk, außen aus verkitteten Sandkörnchen (Fig. 18), das vieler Konchylien aus einer Konchin-, Prismen- und Perlmutterschicht (Fig. 17), die Zähne der Wirbeltiere in der Regel aus prismatischem oder dichtem Schmelz und fein porösem Zahnbein (Fig. 4, S. 8), und viele Skeletteile der Amphibien aus Knochen und Knorpel (Fig. 19).

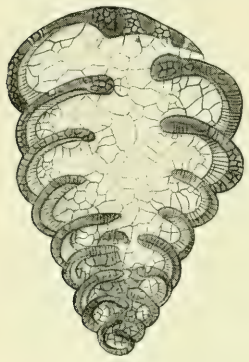


Fig. 18.
† *Climacammina textulariformis Möller* (1879) (*Foraminifera, Textulariidae*).
Oberkarbon, Moskau. Längsschnitt durch die innen kalkig poröse, außen agglutinierte Schale $^{21}/_{1}$.

Die meisten Tiere besitzen nicht ein einfaches, einheitliches Skelett wie die Foraminiferen und die Mehrzahl der Schnecken, sondern es besteht aus vereinzelt angelegten Elementen. Sie bleiben aber selten isoliert wie bei vielen Schwämmen, Octokorallen und Holothurien oder verflechten sich nur locker wie bei manchen Schwämmen *(Hexactinellida lyssacina)*, sondern sie verschmelzen häufig zu einem dichten oder lockeren einheitlichen Skelett, so bei den *Hexactinellida dictyonina* und den Steinkorallen.

Größere Skelettelemente bleiben oft zeitlebens nur durch Häute, Bänder oder auch Muskeln verbunden und grenzen nur in mehr oder weniger beweglichen Gelenken der verschiedensten Art (Fig. 14, 19) aneinander, wie viele Kalkglieder der Stachelhäuter und die Extremitätenknochen der Wirbeltiere oder die dachziegelförmig aufeinander gelagerten Schuppen vieler Wirbeltiere und mancher Seeigel, oder endlich sind sie unbeweglich durch Nähte verbunden, so speziell

plattige Teile (pflasterartig) bei den allermeisten Seeigeln, an Seelilienkelchen oder am Hirnschädel der Wirbeltiere und am Schildkrötenpanzer. Dabei kommen dann nicht selten Verschmelzungen durch „Ankylose“ vor, z. B. an den Großplatten der regulären Seeigel, dem *Pterodactylus*- und Vogelschädel.

Wo festere Verbindungen der Skelettelemente fehlen, werden sie natürlich nach dem Tode leicht zerstreut. Deshalb war es für die Paläozoologie von größter Bedeutung, daß Cuvier das „Gesetz der Korrelation“ fand, wonach die einzelnen Teile eines Tieres in derartigem gesetzmäßigem Zusammenhange stehen, daß man in der Regel aus der Beschaffenheit des einen Schlüsse auf die der anderen ziehen kann. Es genügt also z. B. ein einziger Zahn

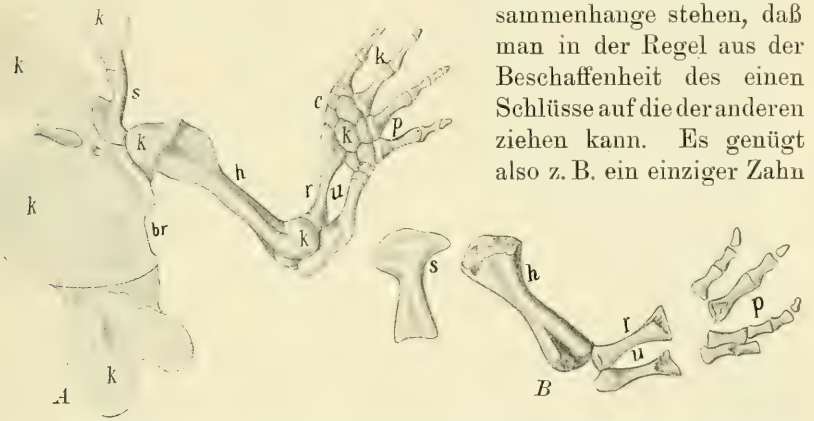


Fig. 19. Vorderfuß mit Brustgürtelhälfte von *Amphiumidae* (*Urodela*) verkleinert. *A Cryptobranchus japonicus v. d. Hoeven*, rezent, Japan (aus Hyrtl 1865). *B* † *Andrias Scheuchzeri Tschudi.* Jungtertiär (Obermiocän), Öningen bei Konstanz (aus H. v. Meyer 1845). *k* knorpelige Teile, *s* Schulterblatt, *br* ventrale Brustgürtelteile, *h* Oberarm (*Humerus*), *r* Radius, *u* Ulna, *c* Handwurzel, *p* 4 Finger. Bei der fossilen Form sind nur die knöchernen Teile so ziemlich in ihrer natürlichen Lage erhalten, die knorpeligen Gelenkenden, die Handwurzel und der Hauptteil des Brustgürtels hinterließen keine Spur.

oder Knochen eines Wirbeltieres, ein Insektenflügel oder eine Tafel eines Seeigels zu Folgerungen auf dessen Gesamtbau, und das Sprichwort „ex ungue leonem“ hat danach wissenschaftliche Bedeutung. Doch gibt es nur zu viele Ausnahmen, und nur ein Teil der Skelettelemente hat so charakteristische Form und Struktur, um ganz sichere Schlüsse zu gestatten.

Je nach der Lage unterscheidet man ein Rinden- oder Hautskelett und ein Innen- oder Achsenskelett. Doch kommen vielfach Übergänge insofern vor, daß ursprünglich äußerlich angelegte Hartteile im Laufe der Entwicklung nach innen verlagert werden, wie z. B. manche Gesichts- und Hirnschädelknochen (Deckknochen) der Wirbeltiere, oder indem bei manchen Octokorallen das eingefaltete Ektoderm der Tierkolonie eine Achse ausscheidet.

In der Regel soll ein Skelett den Weichteilen einen gewissen Halt geben, sei es, daß Muskeln ein fester Angriffspunkt gewährt wird, wie bei den Extremitätenskeletten der Glieder- und Wirbeltiere, sei es, daß es dem ganzen Tiere oder einer Tierkolonie nur eine Basis und Stütze wie bei den meisten Korallen bietet; das Hautskelett dient aber vor allem dem Schutze der Weichteile oder wie die Zähne zum Ergreifen und zur Zerkleinerung der Nahrung.

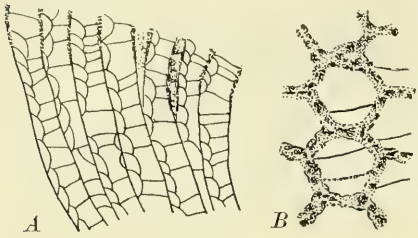


Fig. 20.
† *Monticulipora mammulata d'Orb.* (? † *Tabulata* oder ? *Bryozoa*, † *Monticuliporidae*).
Untersilur (Lorraine-Stufe), Cincinnati, Ohio (aus Ulrich u. Baßler 1904).
A Vertikalschliff $^{20}/_{1}$. Röhrenwände in der Außenzone des Stockes verdickt, in den Röhren Querböden und blasige Kalkablagerungen. *B* Querschliff durch den äußeren Teil $^{35}/_{1}$.

Während dementsprechend dem Achsenskelette die Form eines festen oder gegliederten, manchmal verzweigten Stabes zugrunde liegt, z. B. bei der Achse der Hornkorallen, den Armwirbeln der Schlangensterne, der *Chorda dorsalis* und der Wirbelsäule der Wirbeltiere, hat das bei den Wirbellosen weitaus wichtigere Hautskelett sehr häufig eine Röhrenform.

Fig. 21. *Nodosaria spec. indet.* (*Foraminifera, Lagenidae*).
Fossil (Orig. in München), Schalenlängsschnitt, stark vergr.

In den verschiedensten Tiergruppen kommen gerade oder gebogene Röhren von sehr wechselnder Länge und Querschnitt vor, so bei Foraminiferen, † Tabulaten, Anneliden, Bryozoen, Scaphopoden und Pteropoden (Fig. 20). Manchmal sind sie auch aufgeknäuelt wie bei gewissen Röhrenwürmern, häufiger in einer Ebene oder in einer Kegel-(Schnecken-) spirale regelmäßig aufgewunden wie bei den allermeisten Schnecken (Fig. 28, S. 26). Je nach dem Wachstum des Tieres nimmt die Weite solcher Röhren langsam oder sehr rasch zu, und im letzteren Falle ergeben sich Übergänge zu trichter- oder mützenförmigen

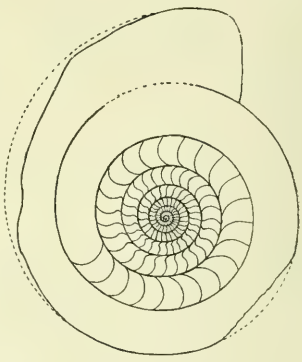


Fig. 22. † *Arcestes sp. indet.* (*Cephalopoda, U. O.* † *Ammonitida*).
Obere alpine Trias (Orig. Münchner pal. Sammlung). Längsschnitt der spiral involuten Schale, $^{1}/_{2}$, hinter der sehr langen Wohnkammer Luftkammern.

Schalen wie bei vielen Steinkorallen und manchen Schnecken (s. Fig. 9 u. 11, Seite 11 u. 12).

Wenn die Röhrenmündung verengt wird, entstehen Flaschenformen wie bei vielen Bryozoen, und wenn dann ohne Auflösung der Mündung ein neuer Abschnitt sich ansetzt, aber auch indem im Röhreninnern Querverengerungen durch Scheidewände sich bilden, entstehen gekammerte Gehäuse wie bei der Mehrzahl der Foraminiferen (Fig. 21). Oft zieht sich auch das wachsende Tier aus dem Anfangsteil der Röhre nach vorn oder oben zurück, und dann wird dieser leere Raum durch ähnliche Querscheidewände (Böden, Septa) abgegrenzt oder durch blasiges Kalkgewebe erfüllt, so bei vielen Steinkorallen, den † Tabulaten (Fig. 20), manchen Schnecken (Fig. 27, Seite 26) und in besonders regelmäßiger Weise bei sehr vielen Cephalopoden (Fig. 22).

Fig. 23. † *Carbonicola obtusa Hind* (1894). (*Lamellibranchiata*, † *Anthracosiidae.*)
Oberkarbon (untere Kohlenschichten, Süßwasserablagerungen), Straffordshire, England. Aufgeklappte Schale von oben $^2/_3$.

Fig. 24. † *Hippurites gosaviensis Douv.* (*Lamellibranchiata*, † *Rudistae*).
Obere Kreide (Turon), Gosau, Ostalpen (aus Zittel 1864). Schale mit der Spitze (Wirbel) der rechten Klappe festgewachsen, darauf die deckelförmige linke Klappe $^2/_3$.

Sehr häufig finden sich bei den Wirbellosen Schalen aus zwei beweglichen Klappen (Fig. 23), deren Schluß stets durch quere Muskeln erfolgt, deren Öffnen aber nur bei den Brachiopoden auch durch Muskeln, bei den Muscheln und Muschelkrebsen jedoch durch ein elastisches dorsales Band besorgt wird. Die Schalen der letzteren gehen eben aus einem unpaaren Schild hervor, dessen Seitenteile sich verstärken und verkalken, während die

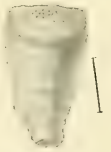


Fig. 25. † *Rhizophyllum elongatum Lindstr.* (1882) (†*Rugosa*, †*Calceolidae*).
Obersilur, Gotland. Deckeltragende Einzelkoralle $^2/_1$.

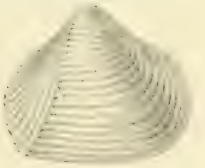


Fig. 26. †*Protocardia judaica Hamlin* (1884). (*Lamellibranchiata, Heterodonta, Cardiidae*).
Obere Kreide, Libanon, Syrien. Rechte Klappe von außen; vorn konzentrisch, hinten radial gerippt $^1/_1$.

dorsale Mittellinie biegsam bleibt, wie man das auch bei den leptostraken Krebsen beobachtet.

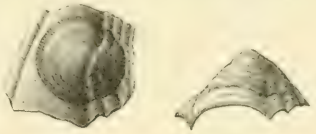
Um eine Verschiebung der zusammenstoßenden Klappenränder zu verhindern, sind übrigens oft sich entsprechende Fortsätze und Vertiefungen, Zähne und Zahngruben, ein sogenanntes Schloß, an ihnen in wechselnder Weise ausgebildet. Beide Klappen sind meistens nur ein wenig ungleich, manchmal aber stark verschieden, und dann kann die eine Klappe nur als Deckel der größeren trichterförmigen erscheinen wie bei den † Rudisten (Muscheln Fig. 24) und † Richthofeniden (Brachiopoden). So ergeben sich gestaltliche Übergänge zu röhrenförmigen Gehäusen, die auch oft bewegliche Deckel haben wie bei vielen Röhrenwürmern, Bryozoen, † *Calcolidae* († *Tetracorallia* Fig. 25) und sehr vielen Schnecken und auch bei manchen Balaniden (*Cirripedia*).

Fig. 27. *Vermetus* (*Tylacodes*) † *Morchii Deshayes* (1866) (*Gastropoda, O. Ctenobranchia, Vermetidae*). Mitteleocän, Pariser Becken. Schale mit Längs- und Querskulptur $^3/_4$.

An der Innenseite solcher Hautskelette, also auch auf der Oberfläche ihrer Steinkerne, sieht man häufig die Spuren der Ansätze der Muskeln oder der Anlagerung anderer Organe (Fig. 7 *A*, S. 7). Die Außenfläche aber läßt bei allen möglichen Arten von Hautskeletten nicht nur häufig das allmähliche Wachstum in der Form von „Anwachsstreifen" erkennen, (Fig. 7 *B* S. 7 u. Fig. 23, 25) sondern zeigt auch oft noch abgesehen von der fossil fast nie erhaltenen Färbung eine mannigfaltige Skulptur. Sie kann unregelmäßig verteilt sein, meistens ist sie aber entweder parallel den Anwachsstreifen, d. h. ungefähr konzentrisch bei scheibenförmigen, quer bei längsgestreckten Hartteilen, oder senkrecht dazu, d. h. radial bei ersteren, längs bei letzteren angeordnet, oder beiderlei Richtungsarten kommen zugleich vor (Fig. 26 u. 27). Selten sind es Gruben oder Furchen wie bei manchen Muschelkrebsen und den Krokodilschildern, häufig Runzeln, Leisten, Rippen oder Kanten oder auch Knoten, Höcker, Warzen und Stacheln oder auch deren Kombinationen (Fig. 30) und öfters sieht man ontogenetisch Rippen in Höckerreihen sich auflösen oder umgekehrt solche zu Rippen verschmelzen (Fig. 28). Die funktionelle Bedeutung solcher Verzierungen ist sehr schwer zu beurteilen, systematisch sind sie aber, besonders im Kleinen, sehr wichtig.

Fig. 28. *Vivipara* (*Tulotoma*) † *Hoernesi Neumayr* (1875) (*Gastropoda, O. Ctenobranchia, Paludinidae*). Jungtertiär (Unterpliocän), Slavonien. Schale von hinten $^2/_3$, mit Längskielen, die sich z. T. in Knotenreihen auflösen.

Weiterhin ist zu beachten, daß das Hautskelett äußeren Einflüssen besonders ausgesetzt ist und oft Spuren solcher Einwirkungen zeigt. So sind die Stellen stärkster Wölbung bei Muscheln, die im strömenden Süßwasser leben, absorbiert und bei festgewachsenen Tieren wirkt die Form der Unterlage häufig stark auf die des Skeletts ein (Fig. 29). Während die Bewohner von ruhigem Wasser dünnere Schalen haben als die bewegten Wassers, besitzen planktonische besonders zarte Schalen; hinwiederum sind in warmem Wasser Kalkschaler viel reicher und kräftiger entwickelt als in kaltem.



A *B*

Fig. 29. *Crania* († *Philhedra*) † *Bordeni Hall and Whitf.* (*Brachiopoda, Craniacea*).
Mitteldevon (Hamilton-Kalk), Indiana (aus Hall and Clarke 1892).
A von oben, *B* seitlich. Die Rippen des *Brachiopoden*-Schalenstückes, welchem die *Crania* aufgewachsen ist, beeinflussen die Form ihrer kegelförmigen radialgestreiften Dorsalklappe.

Endlich ist vom Hautskelett zu erwähnen, daß es im Gegensatz zum Innenskelett nicht selten im Ganzen und in größeren Teilen erneuert werden kann, wie der Panzer der meisten Krebse und die meisten Zähne und Hornschuppen der Wirbeltiere, weil es bei dem Wachstum des Tieres zu eng oder zu stark abgenutzt wird. Letzterem wirkt auch oft entgegen, daß Hautskeletteile ständig von der Basis aus nachwachsen wie die Zähne der Seeigel, die Nagezähne und die Klauen und Hufe bei Säugetieren.

Fig. 30. † *Reineckia Fraasi Oppel* († *Ammonitida*, † *Stephanoceratidae*).
Mittlerer Jura, Württemberg (aus Oppel 1862).
Steinkern $^3/_4$. Auf den innersten ersten Windungen der Schale nur Querrippen, dann auch spitze Knoten, auf dem zuletzt gebildeten Umgang wieder nur Querrippen, auf den Seiten der Wohnkammer auch sie nicht mehr ausgebildet.

Alle Skelette können endlich nicht nur durch ihre Größe und Wachstumsstadien Aufschlüsse über das Lebensalter der Tiere gewähren, sondern auch durch Anreicherung anorganischer Substanz bei höherem Alter. Dadurch werden sie dichter und starrer, bei Wirbellosen öfters sekundär verdickt, isolierte Teile können verschmelzen, wie die Kieselnadeln der *Hexactinellida lyssacina*, und Schädelknochen bei Wirbeltieren. Bei Säugetieren sind übrigens in der Jugend die Gelenkenden der Röhrenknochen nur durch Knorpel verbunden und der Eintritt des Zahnwechsels wie der Grad der Zahnabnutzung kann Anhaltspunkte über ihr Lebensalter geben. Während bei ihnen das Scharfwerden von Knochen, Kanten und Spitzen für Band- und Muskelansätze höheres Alter beweist, gibt es sich bei Wirbellosen

öfters durch unregelmäßiges Wachstum oder durch Schwinden der Verzierungen (Fig. 30) kund.

Wenn also der Paläozoologe nicht in der Lage ist, die so wichtigen Weichteile direkt zu studieren und sich an der Farbenpracht der Tierwelt zu erfreuen, so findet er doch überreichen Stoff in den so mannigfaltigen, fossil erhaltenen Hartteilen, deren erstaunliche Gestaltenfülle und häufige Formenschönheit ihn im höchsten Maße fesseln.

Literatur.

Geschichte.

Zittel, K. v.: Geschichte der Geologie und Palaeontologie, München 1899.

Erhaltungsarten und -bedingungen der Fossilien.

Häberle, D.: Über die Entstehung von Lumachellen etc. In: Paläontologische Untersuchung triadischer Gastropoden aus dem Gebiet von Predazzo. Verh. naturh. med. Ver., N. F., Bd. 9, S. 552ff., Heidelberg 1908.

Nathorst, A. G.: Om spår af några evertebrerade djur m. m. och deras paleontologisca betydelse. Memoire sur quelques traces d'animaux sans vertèbres etc. et de leur portée paléontologique. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Bd. 18 u. 21, Stockholm 1880 u. 1886.

Neumayr, M.: Die Stämme des Tierreiches, S. 2—9, 14—16, Wien u. Prag 1889.

Rauff: Palaeospongiologie, S. 205—232, Palaeontogr., Bd. 40, Stuttgart 1894.

Reis, O.: Untersuchungen über die Petrifizierung der Muskulatur. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 41., Seite 492—584, Taf. 29—31, Bonn 1893 und Über Phosphoritisierung der Cutis, der Testikel und des Rückenmarkes bei fossilen Fischen. Ebenda, Bd. 44, S. 87—119, Tafel 6, Bonn 1895.

Sollas, W. J. a. J. B.: An account of the devonian fish Palaeospongylus Gunni Traquair. Philos. Trans. R. Soc., Ser. B, Bd. 196, London 1904.

Walther, Joh.: Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. II, S. 199—206, Jena 1893/94.

Walther, Joh.: Die Fauna der Solnhofer Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Festschr. z. 70. Geburtstage E. Häckels. Jena 1904.

White, C. A.: Conditions of preservation of Invertebrate fossils. Bull. U. St. geol. a. geogr. Surv. Territ. Bd. 5, S. 133—141, Washington 1829.

Sammeln und Präparieren von Fossilien.

Keilhack, K.: Lehrbuch der praktischen Geologie, 2. Aufl., Stuttgart 1908.

SPEZIELLE PALÄOZOOLOGIE

WIRBELLOSE TIERE

I. Stamm: Protozoa, Einzellige.

Bei den einzelligen Tieren wird die ganze Lebensbetätigung durch das Protoplasma vermittelt, das oft ziemlich differenziert ist, während echte Gewebe und Organe fehlen. Nur ein Teil der Angehörigen zweier Klassen, der *Rhizopoda* und *Flagellata*, besitzen fossil erhaltungsfähige Hartgebilde, so daß die Kenntnis der Vorgeschichte der niedersten Lebewesen stets eine sehr beschränkte bleiben muß.

1. Klasse: Rhizopoda.

Fortsätze, die der Protoplasmakörper je nach Bedarf aussendet oder einzieht, die Pseudopodien, die zur Fortbewegung und Nahrungsaufnahme dienen, sind für die umfangreichste Gruppe kernhaltiger Protozoen bezeichnend. Die Ordnung der primitiven skelettlosen *Amoebina* ist natürlich fossil unbekannt. Die Organisation der höherstehenden Rhizopoden, der *Foraminifera*, *Heliozoa* und *Radiolaria*, die alle das Wasser und meistens das Meer bewohnen, ist aber nur scheinbar eine einfache; denn sie bilden Gehäuse oder Gerüste oft von sehr komplizierter Art und von außerordentlicher Mannigfaltigkeit der Form, die aber bei den Arten konstant genug bleibt, um in erster Linie systematisch verwertet zu werden.

2. Ordnung: Foraminifera.

Das Protoplasma der *Foraminifera*, welches größtenteils von einer einheitlichen Schale umhüllt ist, zeigt keine Zonenbildung, und die fadenförmigen Pseudopodien können sich netzförmig vereinigen. Die Tiere sind ein- oder vielkernig, gleichviel, ob die Schale ein- oder vielkammerig ist. Ihr Durchmesser beträgt meistens nur 0,25 bis 1 mm, bei einigen känozoischen marinen Bodenbewohnern (festsitzenden Rotaliden und alttertiären Nummuliten) aber bis zu mehrere cm, ja über 1 dm. Nur einige Arten weniger Genera sind im Plankton besonders tropischer Meere verbreitet, alle anderen sind Bodenbewohner, und zwar selten im Süß- und Brackwasser und nicht häufig in der Tiefsee, sondern vor allem in der Korallinenzone.

Die marinen Formen sind zwar z. T. kosmopolitisch verbreitet, viele aber nur lokal und die Bodenbewohner oft an bestimmte Fazies gebunden. Einige sind festgewachsen, die meisten aber kriechen mit Hilfe der Pseudopodien, durch welche sie auch winzige Organismen fangen oder organische Zerfallsprodukte als Nahrung aufnehmen.

Die vor allem zum Schutz dienende Schale bildet sich in der Außenschicht des Protoplasmas als dünnes Schalenhäutchen, das zu einer chitinartigen Schale sich verdicken kann *(Chitinosa)*, meist aber kohlensauren Kalk (Calcit) und etwas Magnesia aufnimmt *(Calcarea)*. Sowohl chitinöse als kalkige, marine und brackische Bodenbewohner können aber von außen, selten auch von innen her, sich mit Fremdkörpern (Schlamm, Sand, Spongiennadeln, Radiolarien und Foraminiferenschälchen) umkleiden *(Agglutinantia)* (Fig. 31). Das Zement solcher meist spezifisch ausgewählter Fremdkörper ist also chitinös oder kalkig, selten auch eisenoxydreich. Manche einfach gebaute kalkige Bodenbewohner können alle Übergänge zu agglutinierenden zeigen, und einige Formen scheiden auch ein kieseliges Skelett aus.

Fig. 31. *Haplophragmium* † *irregulare Römer* (*Lituolidae*). Obere Kreide (Turon), Böhmen (Orig. in München). Längsschnitt, stark vergr.

Die *Chitinosa* haben stets, die *Agglutinantia* meistens eine dichte Schale, während die der *Calcarea* teils dicht und dann porzellanartig *(Imperforata-Porcellanea)*, teils porös und dann glasartig durchsichtig *(Perforata-Vitrocalcarea)* sind. Ihre Poren durchsetzen bald fein und dichtgedrängt (Fig. 21, S. 24), seltener weit und dann in größeren Abständen (Fig. 47, S. 39) die Schalenwand. Ihre Bedeutung ist schwer festzustellen, um so mehr da es auch hier Übergänge gibt, indem z. B. eine Generation von *Peneroplis* eine perforierte Anfangskammer und später dichte Wände hat, bei manchen *Perforata* das Umgekehrte der Fall ist und endlich gewisse poröse Kalkschaler im Alter agglutinierend und damit dicht werden können.

Bei manchen fossilen Formen, wie bei † *Orbitolina* und den † *Fusulinidae* (Fig. 40, S. 35) kommt nach neueren Untersuchungen noch eine besondere Struktur vor, indem die Schalenwand aus einer dünnen, dichten Deckschicht und senkrecht dazu dicht gestellten Pfeilerchen besteht, so daß sie im Tangentialschnitte netzförmig erscheint. Doch ist auch bei einigen sicheren *Perforata*, z. B. *Operculina*, die Schale aus senkrechten, von je einem Porenkanal durchsetzten Prismen aufgebaut.

Bei den *Perforata* ist übrigens die Schale oft durch ein stets unperforiertes kalkiges „Zwischenskelett“ verstärkt, das Lücken ausfüllt und speziell äußere Verzierungen bilden hilft. Endlich kann im Zwischenskelett wie in bestimmten Teilen der Schalenwand ein mehr

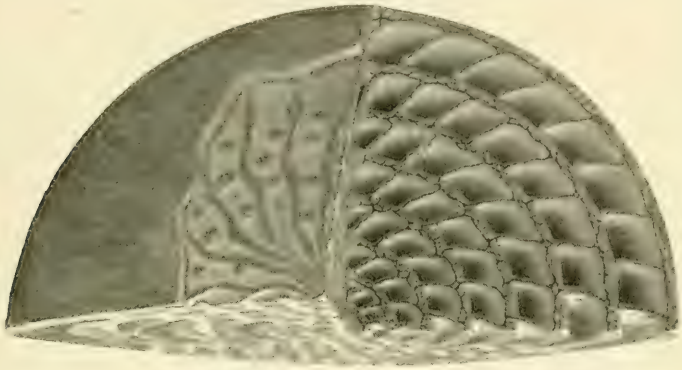


Fig. 32. *Nummulites cfr. lucasanus Defr.* (*Nummulitidae*).
Mitteleocän, Kressenberg, Oberbayern (Orig. in München).
Stark vergrößerte Rekonstruktion der Schale. Median quer und halb flach durchschnitten, links Außenschale abgesprengt. Im Rückenstrang und den Septen der gekammerten Spiralen Kanalsystem. Die Septen der Seitenflügel der reitenden Kammern sind einfach und nur geschlängelt am abgesprengten Teile sichtbar. Hier knopfförmig die Pfeiler des dichten Zwischenskelettes, die am Querschnitt hell hervortreten.

oder weniger verzweigtes „Kanalsystem“ unabhängig von den Poren vorhanden sein, das wohl die Ernährung der starken Hartteile erleichtert und diese Formen als kompliziertesten erscheinen läßt (Fig. 32).

Das Wachstum der Schalen besteht selten nur in der Erweiterung eines ungefähr kugeligen Gehäuses wie bei † *Saccamina* (Fig. 33) oder im Verlängern einer Röhre, die einfach gerade, gekrümmt oder in einer Ebene aufgerollt (planospiral) sein kann, z. B. *Cornuspira* (Fig. 34), oder bei *Agglutinantia* auch verästelt oder undeutlich segmentiert (*Monothalamia* = Einkammerige), sondern meistens im Ansetzen einer neuen Kammer an die kugelige oder eiförmige Anfangskammer und so fort (*Polythalamia* = Vielkammerige). Bei diesem periodischen Wachstum wird ein Teil von deren Wand zur Scheidewand (Septum) und die fast stets vorhandene Hauptöffnung, die einfach rundlich, schlitz- oder hufeisenförmig oder siebförmig und oft

Fig. 33. *Saccamina † Carteri Brady* (*Astrorhizidae*).
Unterkarbon (*Saccamina*-Kalk), Northumberland (aus Brady 1876). Einzelne und verkettete Schälchen, nat. Gr.

Fig. 34. *Cornuspira † cretacea Reuß* (*Miliolidae*).
Obere Kreide. Bayerische Alpen (aus Egger 1899). Stark vergrößert.

in einen Hals ausgezogen ist, zur Verbindungsöffnung der mit Protoplasma erfüllten Kammern (Fig. 31, S. 32 u. 21, S. 24).

Fig. 35. *Nodosaria* † *Zippei Reuß* (*Lagenidae*). Turon (Plänermergel), Böhmen (aus Reuß 1846). Schale seitlich $^{2}/_{1}$.

Je nach der Gestalt der Kammern und nach der Art ihres Ansetzens an die älteren Schalenteile entstehen die mannigfachen Formen der vielkammerigen Gehäuse, deren wichtigste Grundtypen folgende sind: 1. Die Kammern sind einreihig gerade oder gebogen angeordnet, *Nodosaria* (Fig. 35), 2. ebenso, aber alternierend zweireihig, *Textularia* (Fig. 36) oder dreireihig, 3. spiral in einer Ebene (nautiloid), *Cristellaria* (Fig. 37), 4. zyklisch in einer Ebene † *Orbitopsella* (Fig. 38), 5. spiral in Kegelform (Schneckenspirale), z. B. *Rotalia*, 6. knäuelförmig in einer, drei oder fünf Ebenen, *Miliola* (Fig. 39 u. 41), 7. unregelmäßig, z. B. † *Stacheia* (Karbon).

Dadurch, daß auch die spiralen und zyklischen Formen oft mehrreihig sind, daß die Kammern und Umgänge, die in der Regel langsam an Größe zunehmen, häufig die älteren mehr oder weniger umschließen (aufeinander reiten; involute (Fig. 32, 40, 41) im Gegensatz zu weitnabeligen oder nicht umhüllenden Gehäusen (Fig. 34)), und daß bei Kalkschalern sich sekundäre Kammern bilden können (Fig. 40), entstehen natürlich weitere Komplikationen.

Damit nicht genug, gibt es „multiforme", allerdings meist nur biforme Foraminiferen, bei welchen die ersten Kammern anders, und zwar in der Regel nach einem komplizierteren Typus angeordnet sind als die späteren. So sind sehr viele zyklische, manche unregelmäßige und gerade Formen zuerst spiral gebaut (Fig. 31, S. 32, u. 38), manche einreihige zuerst zweireihig usw. (Fig. 36).

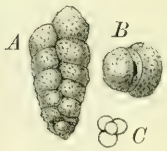


Fig. 36. *Gaudryina* † *gradata Berthelin* (1880) (*Textulariidae*). Mittlere Kreide (Gault), Dep. Doubs, Frankreich. *A* seitlich $^{25}/_{1}$, *B* von oben mit halbmondförmiger Mündung $^{25}/_{1}$, *C* von unten, stärker vergr., um die zuerst dreireihige Kammeranordnung zu zeigen.

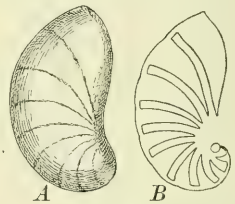


Fig. 37. *Cristellaria crepidula Fichtel u. Moll.* (*Lagenidae*). Senon (Feuersteinmehl) (nach Eley 1859 aus Chapman 1902). *A* Schale, *B* kieseliger Steinkern, zeigt die makrosphärische Anfangskammer und die Verbindung der größer werdenden Kammern $^{28}/_{1}$.

Sehr beachtenswert ist, daß Schalen von verschiedener Zusammensetzung oder Struktur häufig gleichgestaltet, „isomorph", sind; so gibt es eine einkammerige Planospirale einer sandigen *(Ammodiscus)*, kalkig dichten *(Cornuspira)* (Fig. 34, S. 33) und kalkig perforierten Form *(Spirillina)*.

Die Fortpflanzung findet entweder durch einfache Zweiteilung statt, indem das zur Schalenmündung herausquellende Protoplasma sich mit einer neuen Schale umgibt und sich abschnürt, oder durch

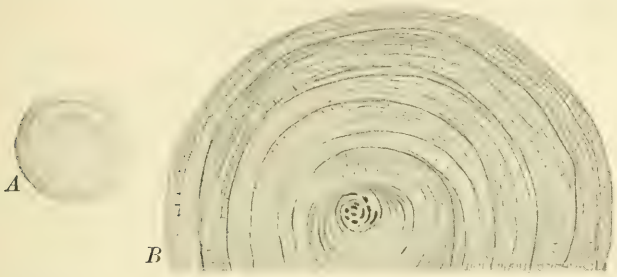


Fig. 38. † *Orbitopsella praecursor Gümbel* (1872) *(Miliolidae).* Lias, Roveredo, Südalpen.
A nat. Gr., *B* Flächenschliff $^{10}/_{1}$, zeigt anfangs spirale und später zyklische Kammeranordnung.

Fig. 39. *Triloculina* † *liasina Terquem* (1858) *(Miliolidae).* Lias, Lothringen. Von der Seite $^{12,5}/_{1}$.

Bildung von beschalten Embryonen oder von Geißelsporen im Innern des Protoplasmas. In letzterem Falle findet man in allen Gruppen, auch bei einkernigen Formen, einen Generationswechsel verbunden mit „Dimorphismus".

Eine mit kleinen Anfangskammern versehene „mikrosphärische oder B-Form" erzeugt nämlich Embryonen mit großer Anfangskammer,

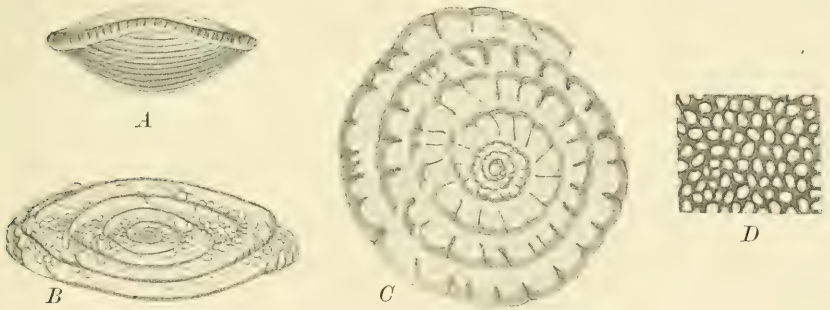


Fig. 40. † *Schwagerina fusulinoides Schellwien* (1898) († *Fusulinidae*). Oberkarbon, Karnische Alpen.
A Ganzes Exemplar von vorn $^{3}/_{1}$, *B* Medianer Längsschnitt $^{5}/_{1}$, *C* Medianer Querschnitt $^{10}/_{1}$, *D* † *Schwagerina princeps Ehrenbg.* Ebendaher (aus Schellwien 1898). Schalenwand, Tangentialschliff nahe ihrer Innenfläche $^{75}/_{1}$.

„Megalosphäre", die sich zur megalosphärischen oder A-Form auswachsen, welche oft kleiner als die B-Form und auch in der Anordnung der Kammern, sowie durch das Vorhandensein eines großen neben den kleinen Kernen, von ihr verschieden sein kann (Fig. 41).

Die A-Form kann wieder Embryonen gleicher Form erzeugen oder ihr Protoplasma zerfällt in Geißelsporen, die sich kopulieren und dann zur B-Form auswachsen, die demnach geschlechtlich entsteht und als Ammengeneration gegenüber der geschlechtlichen zu bezeichnen ist.

Ist so ein gewisser Zusammenhang des Schalenbaues mit der Art der Fortpflanzung festgestellt, so ist bis zu einem geringen Grade auch seine Abhängigkeit von der Lebensweise nachweisbar. Denn in Süß- und Brackwasser leben fast nur *Chitinosa*, und die marine, kalkige *Miliola* wird bei Abnahme des Salzgehaltes des Wassers allmählich chitinös und klein und in der Tiefsee kieselig, wie überhaupt unter den Tiefseebewohnern *Agglutinantia* vorherrschen. Im Oberflächenplankton dagegen leben nur perforierte Kalkschaler, ohne Kanalsystem und Zwischenskelett, die fast alle mehrkammerig und spiral sind. Die festsitzenden zeigen zwar oft zuerst noch eine reguläre Kammeranordnung, dann aber werden sie fast alle irregulär und z. T. ziemlich stattlich. Die kompliziertesten Formen mit Kanalsystem agglutinieren nie und sind stets fein poröse Bodenbewohner, und endlich gedeihen die Kalkschaler am besten im wärmeren Meerwasser.

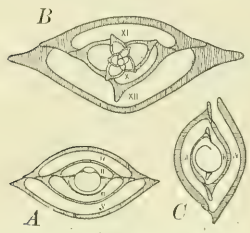


Fig. 41. *Biloculina depressa* d'Orb. (*Miliolidae*).
Atlantischer Ozean, Tiefsee (aus Schlumberger 1891).
B Mikrosphärische *B*-Form mit zuerst in fünf, dann in einer Ebene involut aufgewundenen Kammern, also biform, Querschnitt der ersten Kammern $^{66}/_{1}$. *A* und *C* Makrosphärische *A*-Form, Kammern nur in einer Ebene involut aufgewunden, *A* Querschnitt $^{16}/_{1}$, *C* Längsschnitt $^{9}/_{1}$.

Die *Nummulites* Ägyptens gehören zwar zu den ältesten Versteinerungen, die als solche erkannt wurden (Strabo), und die jungtertiären und rezenten Foraminiferen Italiens fanden schon im 18. Jahrhundert viel Beachtung, und zahlreiche Forscher klärten seitdem über sie auf, ein brauchbares System ist aber noch nicht gefunden. Ein- und vielkammerige sind ja durch undeutlich segmentierte verbunden, und die äußerst mannigfaltigen Variationen in der Schalenform und der Anordnung der Kammern, welche alle denkbaren Übergänge zu finden erlauben, sowie die multiformen Foraminiferen erschweren ein nur auf die Schalengestalt begründetes System. Die Übergänge hinwiederum zwischen *Agglutinantia* und den anderen, die isomorphen Formen und diejenigen, deren erste Kammern andere Struktur haben als die späteren, lassen eine auf die chemische Zusammensetzung und die Struktur begründete Einteilung nicht als natürlich erscheinen.

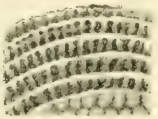
Immerhin wird eine Unterscheidung von *Perforata* und *Imperforata* dadurch gestützt, daß erstere mit *Agglutinantia* enger verknüpft sind, letztere viel später als sie auftreten und im Gegensatz

zu ihnen ursprünglich und hauptsächlich spiral aufgewunden zu sein scheinen.

Hier ist das besonders verbreitete System Bradys, das eine Anzahl von Formen um bestimmte Typen gruppiert und Gestalt und Struktur berücksichtigt, beibehalten, obwohl es durch neuere Untersuchungen vielfach erschüttert ist. Es werden aber nur die wichtigeren der fossil bekannten Formen erwähnt.

Die einkammerigen ***Gromiidae*** mit chitinöser, manchmal auch agglutinierter, selten kieseliger Schale sind nur in diluvialen Süßwasserablagerungen Schwedens und Finnlands fossil nachgewiesen.

Von den zwei Gruppen stets agglutinierter Formen, die bis in das Obersilur zurück bekannt sind, umfaßt die der ***Astrorhizidae*** in der Regel einkammerige, oft röhrenförmige oder strahlige und meist unsymmetrische Formen, aber auch kugelige wie *Saccamina* (Fig. 33, S. 33), die der ***Lituolidae*** jedoch meistens regelmäßig vielkammerige, wie *Haplophragmium* (Fig. 31, S. 32), allerdings oft mit labyrinthischem Innern. So bestehen die auf die Kreide beschränkten † *Orbitolinen* (Fig. 42), bis zu 2 cm große konkav-konvexe Scheiben, aus sehr vielen Kammern, die z. T. zyklisch, in der Mitte der Konkavseite aber labyrinthisch angeordnet sind und an letzterer Öffnungen nach außen besitzen. Viele der *Lituolidae* sind übrigens mit Kalkschalern isomorph.



A *B*

Fig. 42.

†*Orbitolina concava Lam.* (*Lituolidae*). Obere Kreide, bayerische Alpen (aus Egger 1899).

A Schale seitlich $^1/_1$, *B* Horizontalschliff, mäßig vergr. Am Mantel Kammern regelmäßig zyklisch, in der Mitte mäandrisch.

Von den anderen Foraminiferen, die in der Regel kalkschalig sind, gehen die ***Miliolidae*** *(= Porcellanea = Imperforata)* nur bis in das Permokarbon, in welchem in Australien die festsitzenden vielkammerigen *Nubecularien* sich fanden, während ihre anderen freien Formen noch kaum sicher über das Mesozoikum zurückverfolgt sind. Sie sind in der Regel vielkammerig und spiral, und wenigstens bei der makrosphärischen Anfangskammer ist die Mündung in eine gebogene Röhre verlängert (Fig. 41 *C*). Hierher gehört die oben auf S. 33 und 34 erwähnte *Cornuspira* (Fig. 34), die schon im Oberkarbon vorkommen soll, und die Gruppe der *Miliolinae*, bei welcher die einen halben Umgang langen Kammern in einer, drei oder fünf Ebenen meist involut spiral sind (Fig. 39, S. 35 u. 41), und die auf S. 36 hervorgehobene Änderung der Schalensubstanz vorkommt. Nur bis in das Tertiär lassen sich die außerordentlich variable, in der Regel füllhornförmige *Peneroplis* (Fig. 43), und nur bis in die obere Kreide die

kammerreichen *Orbitolites* und *Alveolina* nachweisen, von welchen die letzte spindelförmig und aus involuten gekammerten Umgängen zusammengesetzt ist, *Orbitolites* aber eine aus zyklischen Kammerreihen bestehende Scheibe darstellt. Doch findet sich die sehr ähnliche † *Orbitopsella* (Fig. 38, S. 35) schon im südalpinen Lias.

Fig. 43.
Peneroplis pertusus Forskål (*Miliolidae*).
Rezent, Rotes Meer (aus Dreyer 1898).
Drei verschiedene Varietäten einer Art von einem Fundort $^{14}/_{1}$.

Alle übrigen auch fossil vorkommenden *Foraminifera* sind *Perforata (= Vitrocalcarea)*. Die einfach gebauten ein- bis mehrkammerigen, welche nie ein Zwischenskelett oder Kanalsystem haben, finden sich in allerdings meist unsicheren Formen schon im Silur und Kambrium.

Darunter sind die primitivsten die stets fein poröskalkigen ***Lagenidae,*** zu welchen die einkammerige *Lagena* (Fig. 44), die aus einer geraden Kammerreihe bestehende *Nodosaria* (Fig. 35, S. 34 u. 21, S. 24) und die aus einer planospiralen aufgebaute *Cristellaria* (Fig. 37, S. 34) gehören.

Interessanter sind die ***Textulariidae,*** die in der Regel aus zwei oder drei geraden, seltener spiralen Reihen alternierender Kammern bestehen, eine spalt- oder siebförmige Öffnung besitzen und besonders bei größeren Individuen oder Formen eine agglutinierte Außenschicht erwerben. Die typische Gattung *Textularia* ist keilförmig aus zweizeilig alternierenden Kammern mit Schlitzöffnung aufgebaut, aber sonst gleiche Foraminiferen sind biform, indem die Anfangskammern dreizeilig (Fig. 36, S. 34) oder einzeilig planospiral und in einer Kegelspirale angeordnet sind. Verwandte Formen gehen dann noch zuletzt in einzeilige über, können also triform sein. Die *Textulariiden* sind schon im Karbon häufig und dort besonders oft agglutiniert oder auch mit Sieböffnungen versehen (Fig. 18, S. 22, u. 45).

Fig. 44.
Lagena † *interrupta Will.* (*Lagenidae*).
Alttertiär (Eocän), Paris (aus Terquem 1882).
Schale $^{30}/_{1}$.

Fig. 45.
† *Climacammina textulariformis Möller* (1879) (*Textulariidae*).
Oberkarbon, Moskau.
Schale seitlich $^{11}/_{1}$.

Die kleine Gruppe der ***Globigerinidae*** ist insofern wichtig, als ihre Angehörigen z. T. in wärmeren Meeren planktonisch leben. Ihre Schalen sind stets kalkig und grobporös. Bei *Globigerina* sind wenige kugelige Kammern mehr oder weniger deutlich spiral angeordnet

(Fig. 46), bei *Orbulina* scheint die Jugendform ebenso gebaut zu sein, dann aber umschließt eine Kugelschale das Ganze (Fig. 47). Sie sollen schon im untersten Kambrium von Nordamerika vorkommen, sind aber nur im Tertiär und Mesozoikum ganz sicher nachgewiesen.

Fig. 46. *Globigerina bulloides d'Orb.* (1846) (*Globigerinidae*).

Jungtertiär (Miocän), Wien.
A Schale von oben, *B* von unten $^{25}/_{1}$.

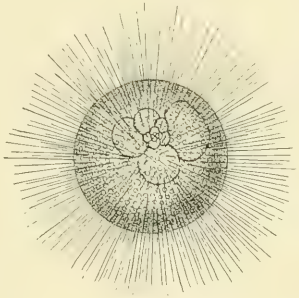


Fig. 47. *Orbulina universa d'Orb.* (*Globigerinidae*).

Rezent, Plankton (aus Rhumbler 1900).
Schale mit Stacheln und eingeschlossener *Globigerina* $^{31}/_{1}$.

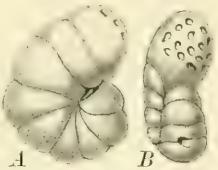


Fig. 48. † *Endothyra Panderi Möller* (1879) (*Rotaliidae*).

Oberkarbon, Tula (Rußland).
A Schale seitlich, *B* von vorn $^{21}/_{1}$.

Bei den umfangreichen Gruppen der ***Rotaliidae*** und *Nummulitidae*, die spirale Schalen mit meist spaltförmiger Öffnung haben, ist häufig ein Zwischenskelett und Kanalsystem entwickelt. Es sind meistens Bodenbewohner wärmeren Seichtwassers, nur einige bald unregelmäßig werdende *Rotaliidae* sind sogar festgewachsen, und wenige leben auch planktonisch. Von den *Rotaliidae* findet sich die mit *Cornuspira* isomorphe einfache *Spirillina* schon im Kambrium, die typischen aber, deren Kammern eine Kegelspirale bilden, an deren Basis nur die letzte Kammer sichtbar ist, sind wie die *Num-*

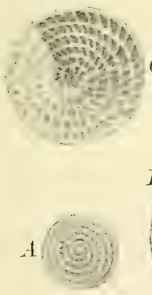


Fig. 49. *Assilina mamillata d'Arch.* (*Nummulitidae*).

Eocän, Südalpen (aus d'Archiac et Haime 1853).
A Schale seitlich, *B* von der Kante $^{1}/_{1}$, *C* Schale seitlich, z. T. Medianebene $^{2}/_{1}$.

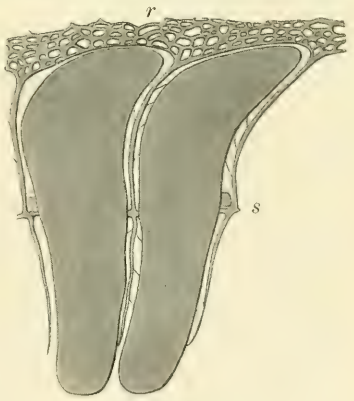


Fig. 50. *Nummulites* † *striata d'Orb.* (*Nummulitidae*).

Eocän, Dep. Aude, Frankreich (aus Ehrenberg 1855).
Eisensilikat-Steinkern zweier Kammern seitlich $^{50}/_{1}$. *s* Verbindungspore und Kanäle in den Kammersepten, *r* Kanäle im sog. Rückenstrang der Schalenumgänge.

mulitidae nur bis in das Karbon nachgewiesen. Erwähnenswert ist von ihnen *Calcarina*, deren Zwischenskelett radiale Fortsätze am Rande der linsenförmigen Schale bildet, sowie die in Trias, Perm und Karbon verbreitete † *Endothyra*, die biform, oft mit siebförmiger Mündung versehen und häufig agglutiniert, aber nicht durch ein Zwischenskelett oder Kanalsystem kompliziert ist (Fig. 48, S. 39).

Die stets feinporösen Schalen der ***Nummulitidae*** endlich bestehen aus meist involut planospiralen, vielkammerigen Umgängen. Es sind zweiseitig symmetrische, meist scheiben-, linsen- bis kugelförmige Gehäuse, und es ist in den Septen und im Rücken der Spirale fast stets ein Kanalsystem entwickelt, während das dichte Zwischenskelett Pfeiler bildet. Die relativ einfache *Amphistegina* und *Operculina* findet sich schon in der Kreide, *Nummulites* aber fast nur im Alttertiär (Fig. 32, S. 33, 49 u. 50). Bei ihm reiten die spiral angeordneten Kammern auf den früher gebildeten und umhüllen sie mit ihren Seitenflügeln. Der einfache, mäandrische oder netzförmige Verlauf der Septen dieser Seitenflügel erlaubt die zahlreichen dimorphen Arten einzuteilen. Ihre B-Form ist oft viel größer als die viel häufigere A-Form, und zwar steht ihre Größe meistens im Verhältnis zu derjenigen der Megalosphäre der A-Form (siehe Fig. 12, S. 15!).

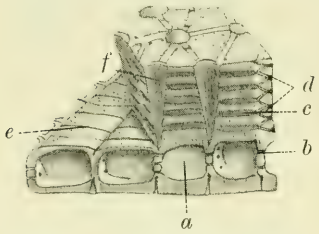


Fig. 51. † *Orbitoides d'Orb.* (*Nummulitidae*).
Eocän (aus Carpenter, Park und Jones 1862).
Modell eines Stückes der scheibenförmigen, feinporösen Schale $^{30}/_{1}$. *a* Rechteckige Kammern der Medianebene, *b* ihre Verbindungsporen, *c* niedere oberflächliche Kammern, *d* deren schräge Verbindungsporen, *e* Kanalsystem, *f* dichte Zwischenskelettpfeiler, welche die Skulptur der Oberfläche bilden.

Ebenso kompliziert ist † *Orbitoides*, ein vom Miocän bis in die obere Kreide verbreitetes Genus, gebaut. Hier ist eine Medianschicht zyklisch angeordneter Kammern von charakteristischer Form vorhanden, und darüber und darunter befinden sich Zyklen kleiner flacher Kammern (Fig. 51).

Die früher zu den *Nummulitidae* gerechneten † ***Fusulinidae*** (Fig. 40, S. 35) nehmen infolge ihrer auf S. 32 erwähnten Schalenstruktur und wegen des Mangels eines Kanalsystems eine besondere Stellung ein. Ihre involut planospiralen Schalen, deren Windungsachse gestreckt ist, so daß sie spindelförmig bis kugelig und *Alveolina* (S. 38) ziemlich isomorph sind, haben höchstens ein ganz schwaches Zwischenskelett. Dafür sind aber Sekundärkammern sehr entwickelt. Sie finden sich nur im Karbon und Perm, und einige kugelige dünnschalige, die besonders weit verbreitet sind, haben vielleicht planktonisch gelebt.

Die geologische Verbreitung und Entwicklung der Foraminiferen.

In der Gegenwart ist der feine Sand und Schlamm der Meeresküsten oft ganz erfüllt von Schalen meist benthonischer Foraminiferen, besonders an den tropischen Korallenriffen, und, wenn auch in der Tiefsee nicht viele Formen leben, so bestehen doch die verbreitetsten Tiefseeabsätze, speziell unter Warmwasserströmungen, größtenteils aus den Schalen der planktonischen *Globigerinidae*.

Dementsprechend spielen auch in älteren Formationen Foraminiferengesteine eine große Rolle. Mehr oder minder deutliche Steinkerne sind besonders häufig glaukonitisch und erfüllen die Grünsande, und die Schalen selbst bilden oft die Hauptmasse mächtiger Kalkschichten (siehe Fig. 12, S. 15!). Für genauere Untersuchungen der fossilen Reste kommen allerdings Steinkerne sowie harte Gesteine, die sich meist nur in Dünnschliffen studieren lassen, nicht so in Betracht wie die in lockeren Schichten aufbewahrten Schälchen, die durch Schlämmen isoliert werden können.

Echter fossiler *Globigerina*-Schlick findet sich übrigens nur selten und fast nur im Jungtertiär des Bismarck-Archipels, der Salomons-Inseln, von Malta und Barbados. Die meisten Foraminiferengesteine dürften in geringer Tiefe entstanden sein.

Die diluvialen und jungtertiären Foraminiferen-Faunen zeigen den rezenten gegenüber nur bemerkenswerte tiergeographische Verschiebungen. So enthalten die diluvialen von Südschweden, Schleswig-Holstein und Maine (Nordamerika) viele jetzt nordische Arten, während das an Resten reiche Jungtertiär (Obermiocän) des Wiener Beckens eine Anzahl jetzt tropischer oder subtropischer Seichtwasserformen aufzeigt. Wegen seines Reichtums bemerkenswert ist übrigens auch das jüngste Tertiär (Pliocän) Italiens.

Im Alttertiär (Oligocän, Eocän und Paleocän) finden sich zwar auch noch sehr viele jetzt lebende Formen, doch sind die Unterschiede von der Gegenwart schon recht deutlich. Für das Oligocän des Südens der Nordkontinente sind gewisse † *Orbitoides*-Formen und die jetzt nur sehr seltenen *Nummulites* charakteristisch, während z. B. in Norddeutschland (im Septarienton) *Lagenidae*, *Rotaliidae* und *Textulariidae* herrschen.

Im Eocän haben die benthonisch freilebenden Kalkschaler und besonders die komplizierteren Formen der *Perforata* ihre höchste Blüte gehabt, nicht nur was Individuen- und Formenreichtum anlangt, sondern auch in der Größenentwicklung. *Miliolinae*, *Alveolina* und

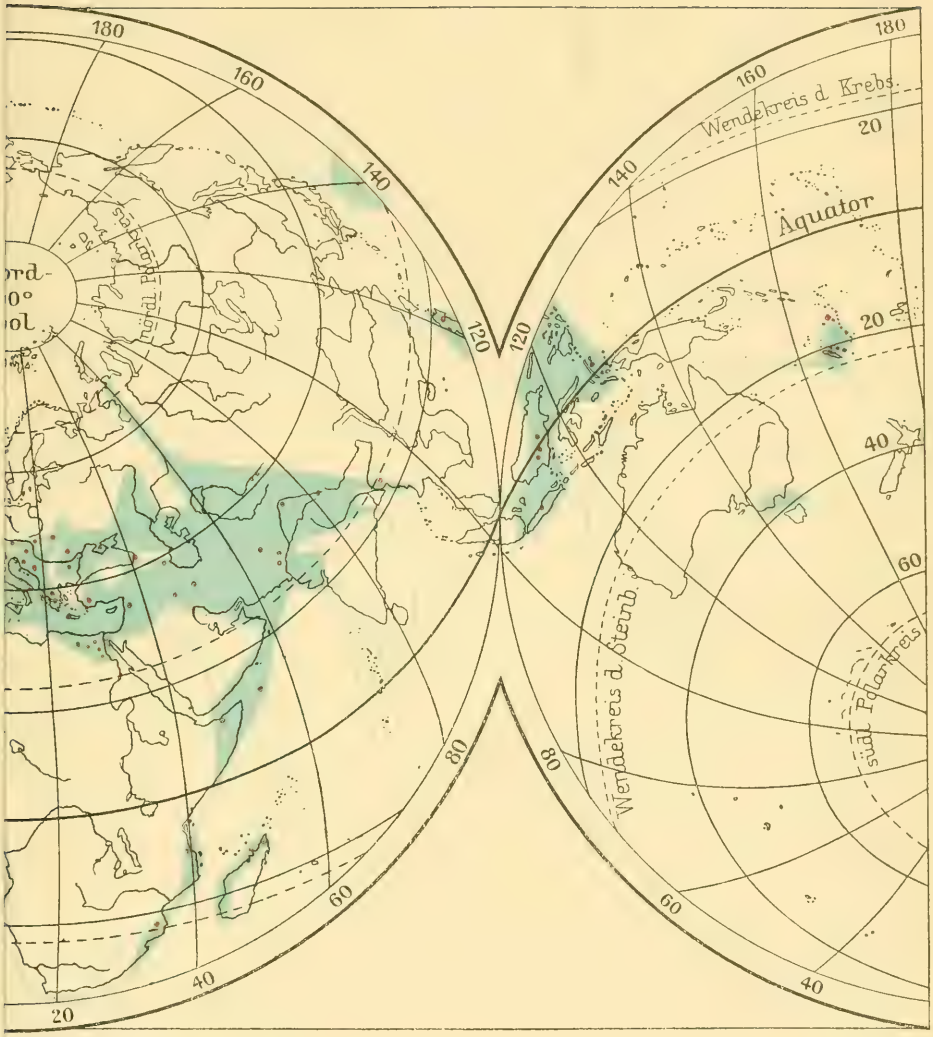
Orbitolites sind oft felsbildend, erstere z. B. im Grobkalk von Paris, die *Alveolinae* besonders östlich der Adria; auch *Cristellaria* und gewisse *Rotaliidae* sind stellenweise häufig, wie im Paleocän Südenglands. Sie alle werden aber weit übertroffen durch die erstaunliche Entfaltung der in Begleitung von *Operculina* und † *Orbitoides* und auch *Alveolina* auftretenden *Nummulites*, die mächtige Schichten unserer Hochgebirge zusammensetzen und in Menge so weit verbreitet sind, daß sie mit Recht als charakteristische Marintiere des Eocäns gelten. Denn wie seit dem Jungtertiär waren die *Nummulites* vorher offenbar sehr selten, man fand ja nur ganz vereinzelte kleine und noch dazu nicht ganz sichere im oberen Jura und Karbon Europas.

Im Mittelmeergebiet und in Europa war ihr Höhepunkt entschieden während des Mitteleocäns, wo bis über 1 dm große Formen im Seichtwasser lebten. Ihre damalige geographische Verbreitung zeigt deutlich eine Abhängigkeit von warmem Wasser, indem sie für das einstige Mittelmeer (Tethysozean) charakteristisch sind und nur mit der warmen Strömung im Osten Afrikas und Australiens weit nach Süden vordrangen, während sie infolge des kalten Auftriebs und der kalten Strömungen im Westen der Südkontinente sich nicht so entfalten konnten (siehe nebenstehende Karte Fig. 52).

Daß auch zur Kreidezeit die Foraminiferen eine große Rolle spielten, beweist das häufige Vorkommen von Grünsanden, deren Glaukonitkörner oft noch die Entstehung aus ihren Steinkernen erkennen lassen, aber auch Kalkschaler sind nicht selten reich entwickelt. So ist in der obersten Kreide von Maastricht die sternförmige *Calcarina* massenhaft vorhanden, und die Schreibkreide ist erfüllt von Resten von *Textularien* und *Rotalien* und auch *Globigerinen*, wenn sie auch kein fossiler Tiefseeschlick ist. In der unteren und mittleren Kreide sind endlich in Europa die stattlichen † *Orbitolinen* manchmal felsbildend, die wie † *Orbitoides* eine ähnliche geographische Verbreitung wie *Nummulites* gehabt zu haben scheinen.

Im Jura dagegen fehlen große Formen fast völlig, und es treten die Foraminiferen nicht gesteinsbildend auf. Doch sind viele *Lagenidae* (besonders *Cristellaria*) und *Textulariidae*, manchmal auch *Miliolidae* und vor allem *Lituolidae*, also agglutinierte Formen und einfachere Kalkschaler oft in ziemlicher Menge vorhanden.

Bedeutend weniger ist von Foraminiferen der Trias bekannt, von welchen *Lituolidae* und *Lagenidae*, in der nordalpinen oberen Trias auch *Globigerina* zu erwähnen sind. Die Binnenfazies ist eben arm an solchen hauptsächlich rein marinen Tieren, und in der alpinen sind die Reste wohl meistens infolge der Gebirgsbildung unkenntlich geworden.



eitung zur Mitteleocänzeit.

mitteleocäne (in Ostgrönland, Oberguinea und im Sudan eher untereocäne) Meeresablagerungen de Lapparent 1906). Die Verbreitung der Nummuliten ist durch rote Punkte angedeutet.

Fig. 52. Nummulitenverbreitung zur Mitteleocänzeit.

Ganz unsichere Grenzen von Meer und Land sind nur mit einer blauen Linie angegeben, wo mitteleocäne (in Ostgrönland, Oberguinea und im Sudan eher untereocäne) Meeresablagerungen einen sicheren Anhalt geben, ist das Meer mit blauem Ton eingetragen (abgeändert aus de Lapparent 1906). Die Verbreitung der Nummuliten ist durch rote Punkte angedeutet.

Auch die Binnenfazies des Perms enthält anscheinend nur wenige und kleine Reste, besonders von *Lituolidae* und *Lagenidae*, reicher aber ist die hochmarine Fazies der Alpen sowie von Texas und Neumexiko, in welcher neben agglutinierten und glasig-porösen Formen die jüngsten †*Fusulinidae* eine gewisse Rolle spielen. Im Perm finden sich auch die ältesten sicheren *Miliolidae*.

Im Karbon tritt uns aber wieder eine auffällig reiche benthonische Fauna entgegen. Im Oberkarbon der Nordkontinente, der Nordpolarregion, Sumatras, Guatemalas und des Amazonasgebietes sind die †*Fusulinidae* vielfach felsbildend und gewisse *Rotaliidae* und *Textulariidae* reich und relativ stattlich entwickelt, und im Unterkarbon Großbritanniens und Belgiens erfüllt *Saccamina* oder †*Endothyra* manche Kalksteine. Auffällig ist in letzterem die große Zahl agglutinierter und halb porös-kalkschalig, halb agglutinierter Formen (Fig. 18, S. 22).

In unerklärtem Gegensatz zu diesem Reichtum steht die geringe Zahl bestimmbarer Foraminiferenreste in den doch so wohl entwickelten und gut durchforschten Marinschichten der älteren Formationen. Aus dem Devon Europas sind nur *Globigerina* und eine *Textulariida*, aus seinem Obersilur *Lagena* und wenige z. T. festgewachsene *Lituolidae* und aus seinem Kambrium *Spirillina* zu nennen, wozu wohl noch *Globigerina* und *Orbulina* aus dem Unterkambrium Neu-Braunschweigs kommen. Daß diese Armut aber nur eine scheinbare ist, beweisen mittelsilurische Schiefer in Wales und die oberkambrischen Grünsande bei St. Petersburg, deren Glaukonitkornformen auf das Vorhandensein zahlreicher ein- und vielkammeriger *Textulariidae*, *Rotaliidae* und anderer *Perforata* schließen lassen.

Es scheinen also alle fossil erhaltungsfähigen Familien bis mindestens in das jüngere Paläozoikum zurückzugehen und *Perforata* schon im Kambrium in verschiedenen ein- und mehrkammerigen Typen vorhanden zu sein. Schon im Karbon finden sich biforme wie dimorphe Foraminiferen und so hoch spezialisierte wie †*Fusulina* und sogar *Nummulites*. Auch lassen sich viele Genera ganze Formationsreihen hindurch, manche, wie *Spirillina* und *Lagena*, bis in die ältesten Formationen verfolgen, ja auch manche Arten überdauern mehrere Formationen.

Es herrscht also großenteils eine Stabilität, die in auffälligem Gegensatz steht zu der Variabilität vieler Formen und der Kurzlebigkeit anderer, wie der kretazischen †*Orbitolinae*. Ganz besonders bemerkenswert ist die anscheinend unvermittelt auftretende Blütezeit mancher langlebiger Formen wie *Saccamina* im Unterkarbon und *Nummulites* im Alttertiär und relativ kurzlebiger wie †*Fusulina* im Oberkarbon und †*Orbitoides* im Alttertiär.

Mehrfach ist übrigens wahrscheinlich gemacht, daß gewisse Genera nur gestaltlich gleiche Entwicklungsstadien verschiedener Stammreihen sind, daß z. B. verschiedene *Perforata* ein *Textularia*-Stadium durchlaufen, in welchem ihre Kammern zweireihig alternierend angeordnet sind. Auch sind schon Anfänge zur Aufstellung von Stammbäumen gemacht, z. B. der *Miliolinae* aus *Cornuspira*-artigen Formen im Jura, von einer Stammesgeschichte im großen ist aber keine Rede.

Gesichert ist nur, daß die kompliziertesten und größten Formen und die planktonischen erst in der Kreide und im Tertiär auftreten oder doch eine Rolle spielen, und daß die *Imperforata* die jüngste große Gruppe, die *Perforata* dagegen sehr alt sind. Wenn die *Agglutinantia* noch nicht im Kambrium gefunden sind, beweist das bei der Dürftigkeit altpaläozoischer Foraminiferenreste nichts, auffällig ist aber doch, daß die vielfach für besonders primitiv gehaltenen *Astrorhizidae* im Altpaläozoikum so wenig vertreten zu sein scheinen.

3. Ordnung Heliozoa.

Die kugeligen Tierchen, deren Protoplasma eine Rinden- und Marksubstanz unterscheiden läßt und strahlenförmige Pseudopodien aussendet, bilden teilweise isolierte Kieselstückchen, meist Nadeln oder sogar eine kieselige Gitterkugel. Fossil sind aber Reste der fast nur das Süßwasser bewohnenden *Heliozoa* bloß in diluvialen Seeablagerungen Schwedens und Finnlands nachgewiesen.

4. Ordnung Radiolaria.

Die Angehörigen der viel formenreicheren Ordnung unterscheiden sich hauptsächlich dadurch von den vorgenannten, daß eine chitinähnliche Kapselmembran die beiden Protoplasmateile scharf trennt und daß in der Regel ein Skelett vorhanden ist. Auch leben sie nur planktonisch in reinem Meerwasser, wobei ihnen die Fähigkeit, die Ausdehnung des extrakapsulären Protoplasmas und so ihr spezifisches Gewicht zu verändern, ein Auf- und Absteigen gestattet und oft lange Stacheln das Schweben erleichtern. Abgesehen von einigen Tiefsee bewohnenden Phäodarien von 20—30 mm Größe sind sie mikroskopisch klein oder bis 1—2 mm groß.

Die Fortpflanzung findet meistens durch die Entwicklung von Geißelsporen in der kernhaltigen Zentralkapsel statt, seltener durch deren Teilung. Folgt letzterer nicht auch eine Teilung des gallertartigen äußeren Protoplasmas, so entstehen Kolonien.

Das Skelett besteht nur bei den *Acantharia* aus Strontiumsulfat, bei den *Phaeodaria* aus einem organischen Silikat oder auch aus

Fremdkörpern, bei den allein fossil erhaltungsfähigen *Spumellaria* und *Nassellaria* aber aus opalartiger Kieselsäure. Nur bei den ersten setzt es sich aus 20 gesetzmäßig vom Zentrum ausstrahlenden Nadeln zusammen, sonst bilden tangentiale Nädelchen, die in der Regel sich zu einer Gitterschale zusammenschließen, die Grundlage des ursprünglich extrakapsulären Gerüsts, von dem nach außen radiäre Strahlen ausgehen können. Bei weiterem Wachstum können sich dann mehrere konzentrische Gitter bilden, wobei die ersten Strahlen zu Radialstrebepfeilern werden.

Die kugelige Grundform geht durch Abplattung oder Streckung in eine Reihe anderer über, häufig findet man aber auch unipolare, kegel- oder helmförmige oder auch zweiseitig symmetrische Gerüste, ja auch zweiteilige Gitterschalen kommen vor. Dazu wird durch Ornamente die Formenfülle zu einer fast unübersehbaren, doch ist es gelungen, wenigstens für manche Gerüstformen die mechanischen Bedingungen nachzuweisen.

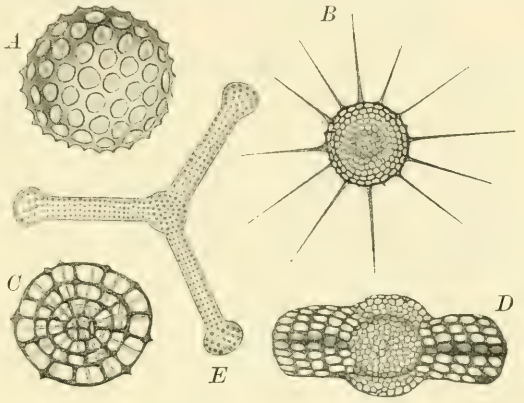


Fig. 53. *Spumellaria.*
A Cenosphaera † macropora Rüst $^{120}/_{1}$, *B Heliodiscus † acucinctus Rüst* $^{63}/_{1}$, Untersilur Cabrières (Languedoc), Frankreich, *C Cenodiscus † intermedius Rüst* $^{18}/_{1}$, Unterkarbon (Harz), Preußen, *D Amphymenium † Krautii Rüst* $^{136}/_{1}$, Oberdevon (Harz), Preußen (*A* bis *D* aus Rüst 1892). *E Dictyastrum † neocomense Rüst* $^{40}/_{1}$, untere Kreide (Neokom), Gardenazza, Südalpen (aus Rüst 1888).

Nach dem Verhalten der Zentralkapsel und des Skeletts kann man zwei Gruppen trennen, die der *Porulosa* mit allseitig durchbohrter Zentralkapsel, welche die *Acantharia* und *Spumellaria* umfaßt, und die *Osculosa* mit eiförmiger, nur an einem Ende geöffneter Zentralkapsel, zu welcher die *Nassellaria* und *Phaeodaria* gehören.

Die Unterordnungen der *Acantharia* und *Phaeodaria*, welche jetzt besonders in der Tiefsee häufig sind, konnte man fossil noch nicht nachweisen.

Bei der **Unterordnung *Spumellaria*** *(= Peripylea)* bilden die allermeisten ein Kieselskelett in Gestalt von tangentialen Nadeln oder einer Gitterschale, die kugelig bis scheibenförmig und dann am Rand oft radiär gelappt ist. Solche Formen sind rezent vor allem im Oberflächenplankton häufig und lassen sich bis in das Präkambrium zurück verfolgen (Fig. 53).

Ebenso verbreitet sind auch die ***Nassellaria***, deren Kieselskelett, der einen siebförmigen Hauptöffnung entsprechend unipolar, meist helm- oder mützenförmig ist (Fig. 54).

Die rezenten *Radiolaria* gelangen als planktonische Organismen natürlich in Meeresablagerungen aller Art, angereichert sind aber ihre Reste, und zwar fast nur die dauerhaften der *Spumellaria* und *Nassellaria* in Absätzen solcher Tiefen, wo Kalkschaler aufgelöst werden. Ebenso verhielt es sich wohl früher, doch sind z. B. die jungtertiären, von Radiolarien erfüllten Tripelgesteine von Caltanisetta in Sizilien offenbar in küstennahem Seichtwasser gebildet.

Solche jungtertiären Tripel, die meist auch an Diatomeen, Kieselnadeln von Spongien und an Foraminiferen reich sind, enthalten die Radiolarienskelette häufig fast unverändert, in älteren Gesteinen ist aber entweder die Kieselsäure kristallinisch geworden oder sie ist durch andere Mineralien ersetzt. Phosphatknollen, viel häufiger aber kieselige Kalke, Kieselschiefer, Hornsteine und Jaspisse enthalten vor allem solche Reste, besonders rote Kieselgesteine manchmal in solcher Menge, daß man von verkieseltem Radiolarienschlick (Radiolarit) sprechen kann. Leider sind aber, abgesehen vom Jungtertiär, fast nur die europäischen Formationen systematisch auf Radiolarienreste durchsucht worden.

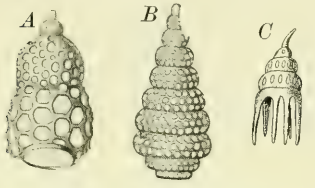


Fig. 54. *Nassellaria.*
A Eucyrtidium sphaerophilum Ehrbg. $^{100}/_{1}$, Miocän, Barbados (aus Ehrenberg 1875), *B Lithocampe † Tschernytschewii Rüst* $^{94}/_{1}$, Unterdevon, Südural (aus Rüst 1892), *C Clathrocyclas † tintinnabulum Vinassa* $^{125}/_{1}$, oberster Jura (Tithon), Carpena bei Spezia in Italien (aus Vinassa 1898).

Im Jungtertiär ist außer reichen Ablagerungen in Italien, Sizilien, Griechenland, Tripolis, Oran und Maryland vor allem die Antilleninsel Barbados zu nennen, wo richtiger Tiefseeschlick nachgewiesen ist. Aus dem Alttertiär dagegen ist wenig bekannt.

In der Kreide sind besonders kieselige Schichten der oberen Kreide Venetiens, mittelkretazische Phosphatknollen Norddeutschlands und unterkretazische Kieselkalke der Alpen reich an guten Resten befunden worden. Weiterhin sind kieselige Gesteine des oberen Jura, von Spezia und Bologna in Italien, sowie in den Nordalpen besonders gehaltvoll, während man aus dem mittleren Jura fast nur aus Ungarn reiche Hornsteine kennt.

In der Trias finden sich Radiolarien in den Alpen und in Ungarn in nur mäßiger Menge, im Sunda-Archipel wies man sie aber, und zwar besonders *Nassellaria*, in größerer Zahl nach, einige beschrieb man auch aus dem Perm Europas und Vorderindiens. Reich sind

dann wieder schwarze Kieselschiefer und andere kieselige Gesteine des unteren Karbons und oberen und unteren Devons von Nordwestdeutschland und Rußland, auch des Oberdevons von Neusüdwales und des Untersilurs von Westeuropa. Endlich fand man sogar in wohl präkambrischen Kieselschiefern der Bretagne zahlreiche ganz winzige Reste.

Was den Charakter der fossilen *Spumellaria* und *Nassellaria* anlangt, so schließen sich die tertiären auf das engste an die noch lebenden an, die älteren Faunen zeigen aber deutliche Unterschiede, indem die *Nassellaria* seltener werden, so daß im Paläozoikum *Spumellaria* stark vorherrschen. Im Devon und Silur fand man z. B. vor allem kugelige Formen mit Radialstacheln *(Sphaeroidea)*, fast keine kegelförmigen *(Cyrtoidea)*, während letztere im Känozoikum überwiegen Aber schon aus jener Ära kennt man äußerst komplizierte Formen und viele noch jetzt lebende Genera aller möglichen Gruppen, so daß man von einer erheblichen Veränderung und Entwicklung der Radiolarienformen nichts nachweisen kann. Im Gegensatz zu den planktonischen Foraminiferen haben also die Radiolarien schon seit den ältesten Zeiten eine große Rolle gespielt. Bemerkenswert ist nur, daß die paläozoischen Formen großenteils recht stattliche und feste Gerüste haben, während die präkambrischen, die zu den ältesten bekannten Fossilien gehören, auffällig klein sind, und endlich, daß einige *Sphaeroidea* und *Cyrtoidea* der Kreide- und Juraformation sich eng an jetzige Tiefseebewohner anschließen.

Anhang Xenophyophora.

Scheiben-, klumpen- oder bäumchenförmige Tiefseebewohner bis zu einigen Zentimeter Größe werden neuerdings an die *Rhizopoda* angereiht. Ihr vielkerniges Protoplasma ist in Röhren einer sponginähnlichen Substanz eingeschlossen, und zwischen das Röhrengeflecht sind fremde Hartteile *(Xenophya)*, meistens Spongiennadeln, auch Radiolarien- und Foraminiferengerüste und Sandkörner eingelagert. Unter günstigen Bedingungen könnten sie sich also fossil erhalten, nachgewiesen sind sie aber noch nicht.

2. Klasse: Flagellata.

Von den drei Ordnungen der dauernd mit Geißeln versehenen Protozoen kennt man in fossilem Zustande nur Angehörige der

1. Ordnung Autoflagellata.

Man könnte die an einem Pole mit einer oder zwei Geißeln versehenen Formen ebensogut zu den Pflanzen rechnen, denn sie

enthalten wie die Diatomeen stets gelbbraune Chromatophoren, die zur Assimilation dienen, doch nehmen nahe Verwandte auch geformte Nahrung auf.

Von den zwei Familien, die hier allein in Betracht kommen, umfaßt die der ***Coccolithophoridae*** nur marine Tiere von winziger Größe (ohne Fortsätze 4,3 bis 32 μ d. h. 0,0043 bis 0,032 mm). Die mit zwei Chromatophoren versehenen Zellen zeichnen sich dadurch aus, daß in ihrer sehr feinen Schalenhaut mehr oder minder dicht Scheibchen aus kohlensaurem Kalk *(Coccolithes)* liegen, die höchstens wenige μ groß in ihrer Form zwar an einem Individuum verschieden sein können, aber doch für die Arten charakteristisch sind (Fig. 55).

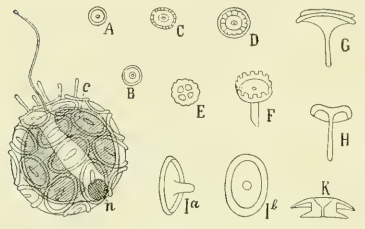


Fig. 55. *Syracosphaera pulchra Lehmann* (*Coccolithophoridae*).
Mittelmeer-Plankton (aus Lehmann 1902). *n* Kern, *c* Chromatophor, Oberfläche mit Discolithen, die neben der Geißel je einen zentralen Fortsatz haben. *A* bis *E*, *G*, *I* Discolithen, *A*, *B* aus dem miocänen Radiolarienlager von Caltanisetta in Sizilien, *C*, *D* aus der oberen Kreide von Meudon in Frankreich $^{500}/_{1}$ (aus Gümbel 1888), *E*, *G*, *I* aus oberer Kreide (Grünsand) Englands $^{700}/_{1}$, (aus Sollas 1876), *F*, *H* Rhabdolithen $^{700}/_{1}$ ebendaher, *K* Cyatholith von *Coccosphaera Murray et Blackmann*, rezentes Plankton, schematischer, sehr stark vergrößerter Querschnitt (aus Lehmann 1902 nach Murray).

Teils sind sie einfach undurchbohrt mit verdicktem Rande *(Discolithes)*, wobei durch Randerhöhung eine Becherform entstehen oder in der Mitte ein Fortsatz sich erheben kann, teils ist ihre Mitte durchbohrt, wobei dann der Rand dünn bleibt. Der Lochrand aber ist in diesem Falle stets in eine senkrechte Röhre ausgezogen, die entweder lang und einfach ist *(Rhabdolithes)* oder kurz und am Ende wieder zu einer durchbohrten Scheibe erweitert *(Cyatholithes)* (Fig. 55).

Die *Coccolithophoridae* leben als assimilierende, also lichtbedürftige Organismen nur im Oberflächenplankton und sind bisher nur in wärmeren oder gemäßigten Zonen gefunden worden. Ihre Skeletteile, welche nach dem Tode fast stets auseinanderfallen, gelangen in Meeresablagerungen aller Art, aber wie überhaupt die Reste planktonischer Kalkschaler treten sie vor allem in kalkigen Tiefsee-Ablagerungen hervor, und dies so sehr, daß sie in manchen *Globigerina*-Schlicken zwei Drittel der Masse ausmachen.

Hierin wies man auch zuerst die rezenten, und zwar z. T. noch zusammenhängenden Panzer *(Cocco-* und *Rhabdosphaera)* nach. Aber auch in Seichtwasserbildungen, so im quartären Kalk der ostafrikanischen Aldabra-Inseln, im jungtertiären, an Kalkalgen reichen Leithakalk bei Wien, in alttertiären Mergeln am Kressenberg in Bayern

und in der Schreibkreide (Senon) sind sie in enormen Mengen, z. T. direkt gesteinsbildend, nachgewiesen und aus letzterer überhaupt zuerst bekannt geworden. Bis zum Kambrium zurück sollen sie in allen Formationen vorkommen, wenn auch selten in gutem Zustande.

Erwähnenswert ist von den fossilen nur, daß in der Kreide auch Formen gefunden sind, die rezent anscheinend nicht vorkommen, (Fig. 55*E*) und daß in der Binnenfazies der Trias, also in dem abgeschlossenen Meeresbecken, Coccolithen kaum vorhanden sind.

Bei der anderen noch ungenügend bekannten Familie der ***Dictyochidae*** enthält die Zelle in der Regel zahlreiche Chromatinkörner und steckt in einem Gehäuse aus hohlen oder massiven Kieselbalken, das etwa 0,02 mm Durchmesser hat, äußerlich dem mancher *Radiolaria* gleicht und von gewissen skelettlosen *Phaeodaria* oft als Schutzhülle aufgenommen wird. Deshalb wurden die zuerst fossil nachgewiesenen Gerüste bisher jenen zugerechnet. Sie bestehen in der Hauptsache aus ein oder aus zwei konzentrischen Ringen, die durch Radialstreben verbunden und dazwischen oft mit Radialstacheln besetzt sind.

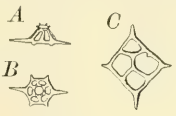


Fig. 56.
A, B Dictyocha aculeata Ehrenbg. (*Dictyochidae*). *A* seitlich, *B* von oben.
C Dictyocha fibula Ehrenbg.
Miocäner Tripel von Caltanisetta in Sizilien $^{150}/_{1}$ (aus Ehrenberg 1854).

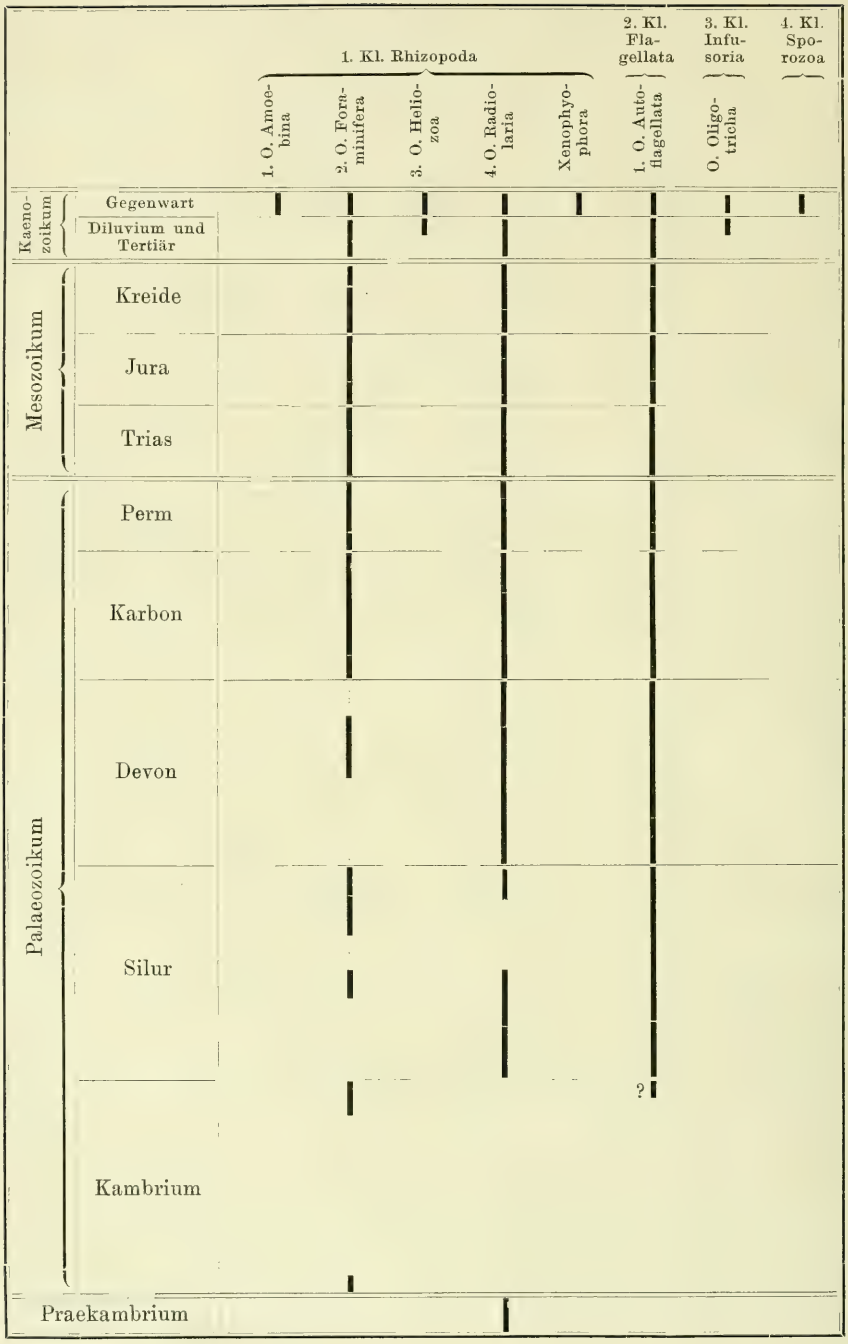
Die rezenten leben kosmopolitisch im Oberflächenplankton, fossile Reste fand man häufig in radiolarien- oder diatomeenreichen Ablagerungen der Jungtertiärzeit, z. B. in Caltanisetta in Sizilien (Fig. 56) und in Maryland. Seltene, fragliche Skelette kennt man auch aus der oberen und mittleren Kreide Europas.

3. Klasse: Infusoria.

Die zu den *Oligotricha* gehörigen *Tintinnidae*, großenteils marine Planktonformen, scheiden ein chitinöses, selten agglutiniertes Gehäuse aus. Fragliche fossile Reste wurden aus Phosphatknollen der mittleren Kreide (Gault) von Hannover beschrieben und diluviale aus Süßwasser-Seeablagerungen Schwedens und Finnlands. Die sonstigen rezenten *Infusoria*, die parasitischen *Protozoa* (4. Klasse *Sporozoa*), sowie die Übergangsformen zu den vielzelligen Formen besitzen keine fossil erhaltungsfähigen Hartteile.

Diagnosen der Protozoen-Gruppen.

1. Klasse: ***Rhizopoda.*** Mit Pseudopodien versehene einzellige Tiere.
   1. Ordnung: *Amoebina.* Mit wechselnder Körpergestalt und plumpen Pseudopodien. Rezent.
   2. Ordnung: *Foraminifera.* Mit feinen, ein Netz bildenden Pseudopodien, mit


1. Kl. Rhizopoda
1. O. Amoebina
2. O. Foraminifera
3. O. Heliozoa
4. O. Radiolaria
Xenophyophora
2. Kl. Flagellata
1. O. Autoflagellata
3. Kl. Infusoria
O. Oligotricha
4. Kl. Sporozoa
Kaenozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Palaeozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
?
Kambrium
Praekambrium

dichter oder poröser, kalkiger, agglutinierter oder nur chitinöser, ein- oder vielkammeriger Schale. Meist marin benthonisch bis Unterkambrium.

3. Ordnung: *Heliozoa.* Kugelig, Mark- und Rindenschicht des Protoplasmas unterscheidbar, mit strahligen feinen Pseudopodien, manchmal mit Kieselskelett. Meist Süßwasser, auch diluvial.

4. Ordnung: *Radiolaria.* Kugelig, durch Membran getrennte Zentralkapsel und extrakapsuläres Protoplasma mit feinen strahligen Pseudopodien. Meist mit Kieselgitterskelett. Marin planktonisch, zwei Unterordnungen bis Präkambrium.

Anhang: *Xenophyophora.* Protoplasma in Schläuche verteilt, zwischen deren Geflecht harte Fremdkörper. Rezent, Tiefsee, benthonisch.

2. Klasse: ***Flagellata.*** Einzellige Tiere mit einer oder zwei Geißeln.

1. Ordnung: *Autoflagellata.* Mit Chlorophyll versehen. Nur marin planktonische, ein Kalk- oder Kieselskelett ausscheidende Formen, bis Kambrium.

2. und 3. Ordnung: *Dino-* und *Cystoflagellata.* Nur rezent.

3. Klasse: ***Infusoria.*** Mit feinen Wimpern, Zellenmund und After. Von den fünf Ordnungen nur

Ordnung: *Oligotricha.* Mit adoraler Wimperzone, einige planktonische mit Chitinhülle, auch diluvial.

4. Klasse: ***Sporozoa.*** Parasitisch, nur rezent.

Literatur.

Foraminiferen.

Toutkowski: Index bibliographique de la littérature sur les Foraminifères vivants et fossiles 1888—1898, (russisch) Kiev 1898.

Winter, F. W.: Foraminifera für 1896 bis 1900. Arch. f. Naturg. Bd. 71, Berlin 1905.

Faunen:

Tertiär:

Jones, T. R., Parker and Brady: A Monograph of the Foraminifera of the Crag, II und III. Paläontogr. Soc., London 1895—97.

de la Harpe: Monographie der in Ägypten und der libyschen Wüste vorkommenden Nummuliten. Paläontogr., Bd. 30, Kassel 1883.

Schwager, C.: Die Foraminiferen aus den Eocänablagerungen der libyschen Wüste und Ägyptens. Ebenda.

Kreide:

Egger: Foraminiferen und Ostrakoden aus den Kreidemergeln der oberbayerischen Alpen. Abh. k. bayer. Akad. II. Cl. Bd. 21, München 1899.

Berthelin, G.: Mémoire sur les Foraminifères fossiles de l'étage Albien de Moncley (Doubs). Mém. soc. géol. France, Sér. 3, Bd. 1, Paris 1880.

Jura:

Häusler, R.: Monographie der Foraminiferen der Transversarius-Zone. Abh. Schweiz. paläont. Ges. Bd. 17, Zürich 1891.

Issler, A.: Beiträge zur Stratigraphie und Mikrofauna des Lias in Schwaben. Paläontogr. Bd. 55, Stuttgart 1908.

Trias:

Chapman, F.: On some Foraminifera of Rhätic age from Wedmore in Somerset. Ann. Mag. nat. hist. Ser. 6. Bd. 16, London 1895.

Perm:
Schellwien, E.: Die Fauna des karnischen Fusulinenkalks, II. Paläontogr. Bd. 44, Kassel 1898.
Präkarbon:
Stromer, E.: Bemerkungen über Protozoen. Zentralbl. f. Miner. usw., Stuttgart 1906.

Einzelformen:

Douvillé, H.: Sur la structure des Orbitolines. Bull. Soc. géol. France, Sér. 4, Bd. 4, Paris 1904.
Prever: Le Nummuliti della Forca di Presta nell' Apennino centrale e dei dintorni di Potenza nell' Apennino meridionale. Mém. Soc Paléont. Suisse, Bd. 29, Genf 1902.
Schlumberger: Notes sur l'Orbitoides. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, Bd. 1, 2, 3, Paris 1901, 1902, 1903.
Schubert, R. J.: Beiträge zu einer natürlichen Systematik der Foraminiferen. Neues Jahrb. f. Miner. usw., Beil. Bd. 25, Stuttgart 1908.
Staff, H. v.: Zur Entwicklung der Fusuliniden. Zentralbl. f. Miner., Stuttgart 1908.

Radiolarien und Dictyochiden.

Faunen.

Dreyer, Dr. Fr.: Die Tripoli von Caltanisetta auf Sizilien. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 24, Jena 1890.
Rüst: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Kreide. Palaeontogr. Bd. 34, Stuttgart 1888.
Squinabol, S.: Radiolarie cretacee degli Euganei. Padova 1904.
Rüst: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. Palaeontogr. Bd. 31 und 45, Kassel 1885, Stuttgart 1898.
Parona, C. F.: Radiolarie nei noduli selciosi del calcare giurese di Cittiglio presso Laveno. Boll. Soc. geol. ital. Bd. 9, Roma 1890.
Vinassa de Regny: Radiolari delle ftaniti titoniane di Carpena (Spezia). Pal. ital. Bd. 4, Pisa 1898.
Hinde, G.: Radiolaria from the triassic and other rocks of the Dutch East India archipelago. Jaarb. Mijnwezen Nederl. Oost-Indie, Bd. 37. Haag 1908.
Rüst: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Trias und der paläozoischen Schichten. Palaeontogr. Bd. 38, Stuttgart 1892.
Hinde: On the Radiolaria in the Devonian rocks of New-South-Wales. Quart. Journ. geol. Soc. Bd. 55, London 1899.
Cayeux, L.: Les preuves de l'existence d'organismes dans le terrain Précambrien, I. Bull. Soc. géol. France, Sér. 3, Bd. 22, Paris 1894.

Coccolithen und Infusorien.

Barrois, Ch.: Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. Lille 1882.
Gümbel: Grundzüge der Geologie. Kassel 1888.
Rothpletz, A.: Über die Flysch-Fucoiden usw. Zeitschr. D. geol. Ges., Bd. 48, Berlin 1896.
Lagerheim, G.: Om lämmingar of Rhizopoder, Heliozoer och Tintinnider i Sveriges och Finlands lakustrina kvartära flagringar. Geol. Fören. Förh. Bd. 23, Stockholm 1901.

II. Stamm: Coelenterata.

Die niedersten vielzelligen Tiere *(Metazoa)* sind alle Wasserbewohner, leben meistens festsitzend, zeigen dementsprechend einen radialstrahligen Bau und bilden vielfach durch unvollständige Teilung oder Knospung Stöcke, so daß der Name Pflanzentiere und häufig ein Vergleich mit Blumenkelchen, Bäumchen, Büschen oder Rasen gerechtfertigt erscheint.

Ihr Körper ist stets von einem Hohlraume durchzogen, der ursprünglich und meistens nur eine Hauptöffnung *(Osculum)* an einem Ende der Hauptachse besitzt und zugleich die Funktionen des Magens und der Leibeshöhle und durch seine oft vorhandenen Ausläufer auch des Gefäßsystems erfüllt (Coelenteron, Gastrovaskularsystem). Die Fortpflanzung ist entweder eine geschlechtliche oder eine ungeschlechtliche oder ein Wechsel von beiden. Die zwei Unterstämme *Porifera* und *Cnidaria*, die in erster Linie durch die Ausbildung charakteristischer Zellen sich unterscheiden, sind scharf getrennt.

1. Unterstamm: Porifera.

1. Klasse: Spongia, Schwämme.

Die meistens festgewachsenen Schwämme, die nur eine sehr geringe Beweglichkeit zeigen, besitzen in der einfachsten Grundform einen sackförmigen Körper (*Olynthus-* oder *Ascon*-Typus), der aus einem lockeren Mesektoderm, das in der Regel ein Skelett bildet, und einem Entoderm besteht, dessen Geißelzellen den Wasserstrom in Bewegung setzen, der durch feine Wandporen in den Gastrovaskularraum (Magen, Paragaster) gelangt. Er bringt Sauerstoff und die mikroskopisch kleine Nahrung und geht durch die oben gelegene Hauptöffnung, das *Osculum*, ab.

Bei den allermeisten Schwämmen entsendet aber der Gastrovaskularraum Radialausstülpungen, auf welche dann das Geißelepithel beschränkt ist (*Sycon*-Typus), oder das Mesoderm ist dick und die Geißelzellen sind auf Kammern in ihm konzentriert, zu welchen zuführende Kanäle von den Hautporen *(Ostia)* und abführende zum Magen hin führen (*Leucon*-Typus). Durch Verästelung der Kanäle,

geringe Entwicklung des Magens oder durch dessen Teilung kann weitere Komplikation entstehen. Endlich kann sich bei sehr vielen Genera der ganze Körper durch Knospenbildung verzweigen und an jedem Astende sich ein *Osculum* bilden (Fig. 61*A* S. 57), das oft kaum von den Mündungen der Zwischenräume der Äste, des Interkanalsystems, zu unterscheiden ist, denn die Äste sind häufig dicht beisammen, unvollkommen getrennt oder sekundär verschmolzen.

Solche Stöcke, die sich vor allem bei Seichtwasserbewohnern finden, sind durch alle Übergänge mit Einzeltieren verbunden. Je nach dem verschiedenen Wachstum und der Knospung ist also die Form der Schwämme eine vielgestaltige und wie oft bei festgewachsenen Tieren sehr häufig eine unregelmäßige, der Unterlage oder den Strömungsverhältnissen angepaßt. Bei Stillwasserbewohnern ist sie aber meistens regelmäßig, und dann pflegt auch der innere radiäre Bau deutlicher hervorzutreten.

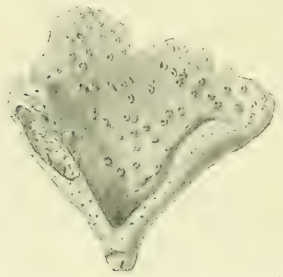


Fig. 57. † *Verruculina miliaris Reuß* (*U. O. Lithistida*, *Tribus Rhizomorina*).
Oberste Kreide (obere Schreibkreide), Flamborough, England (aus Hinde 1883).
Fächerförmiger Schwammstock, *Oscula* auf Höckern $^1/_2$.

Außer einfachen Zylinder- oder Schlauch- und Becherformen findet man ästige, massige oder fächerförmige Stöcke (Fig. 57), die sich wiederum zu einem Becher oder einer Röhre zusammenrollen können, deren Innenwand dann die Oscula trägt, oder endlich flache Krusten. Meist sitzt der öfters gestielte Körper (Fig. 58) oder Stock der Unterlage direkt auf, seltener und zwar in ruhigem Wasser ist er nur durch ein Büschel von Wurzelnadeln im Schlamm verankert.

Das findet sich fast nur bei Tiefseebewohnern, unter welchen auch Einzelindividuen und regelmäßigere Stockformen häufiger vorkommen als unter den vielgestaltigen und nie so großen Seichtwasserbewohnern. Sie sind besonders in tropischen Gegenden häufig, während die eine im Süßwasser lebende Familie kosmopolitisch verbreitet ist.

Die Fortpflanzung findet in der Regel geschlechtlich, seltener durch Knospenablösung statt, das Wachstum ist anscheinend meistens ein beschränktes, so daß bestimmte Formen nur eine gewisse Größe von 1 mm bis mehrere dm erreichen; doch gibt es auch rezente Riesenformen unter den Kieselschwämmen in der Tiefsee, die bis über 1 m hoch sind.

Bei den meisten Schwämmen bildet sich im Mesektoderm ein Skelett, das in der Regel aus Nadeln besteht, die in Zellen sich

anlegen. Teils sind sie massiv und entsprechen je einem Calcitkristall, teils bestehen sie aus opalartiger Kieselsäure und sind geschichtete Röhren, deren Ende sich bei dem Abschluß ihres Wachstums schließt, und die eine organische Achsensubstanz enthalten (Fig. 69, S. 61). Oft besteht das Skelett aber auch aus einer seidenartigen Substanz, den Sponginfibrillen, die bald Kieselnadeln, bald auch Fremdkörperchen umschließen können.

Alle Nadeln wachsen von ihrem Entstehungspunkt aus in der Richtung einer bestimmten Zahl von Achsen, und man unterscheidet danach monaxone, triaxone (Einachser, Dreiachser) usw. Nadeln, doch brauchen nicht in allen gerade möglichen Richtungen Strahlen sich auszubilden, weshalb man monaktinale, diaktinale (Einstrahler, Zweistrahler) usw. Nadeln unterscheidet. So erhält man als Grundtypen 1. *Monaxonia*, ein- oder zweistrahlige Nadeln in einer geraden oder gebogenen Achse, 2. *Triaxonia*, Nadeln mit drei sich rechtwinklig schneidenden Achsen, so daß bei voller Ausbildung ein sechsstrahliger Stern vorhanden ist, 3. *Tetraxonia*, Nadeln mit vier unter $109\frac{1}{2}^0$, also wie die Lotlinien der Flächen eines Tetraeders, zusammenstoßenden Achsen und höchstens mit vier Strahlen, oft aber auch mit wechselnden Winkeln, und endlich 4. *Polyaxonia*, Nadeln mit zahlreichen Achsen, die sich an einem Punkte schneiden (Fig. 73, S. 63, 64 *C*, S. 59, 69, S. 61 u. 67, S. 60).

Fig. 58.
† *Siphonia tulipa Zittel* (*U. O. Lithistida, Tribus Tetracladina*).
Obere Kreide (unterer Scaphiten-Pläner), Halberstadt, Pr.Sachsen (Orig.München). Gestielter Schwammkörper seitlich $\frac{1}{3}$.

Die verschiedenen so entstehenden Nadelformen, deren oft kristallartige Regelmäßigkeit in so auffälligem Gegensatze zu dem wirren Bau und der variablen Gesamtform der Schwämme steht, und die fast nur bei Kieselnadeln durch Gabelung und durch kleine Fortsätze besonders an den sonst meist spitzen Enden noch kompliziert werden können (Fig. 72, S. 62), haben bestimmte Namen erhalten, da sie in erster Linie systematisch wichtig sind. Meist sind sie von mikroskopischer Größe, nur manche Kieselnadeln können bis 2 m lang und mehrere mm dick werden. Oft kann man größere, das eigentliche Skelett zusammensetzende Megasklere und lose verteilte Fleischnadeln, die winzigen Mikrosklere, unterscheiden.

Auch die Skelettnadeln sind oft alle isoliert oder nur eng verflochten, oft aber auch durch sekundäre Kiesel- resp. Kalkabscheidung verlötet. Sie sind mehr oder weniger regelmäßig angeordnet, teils

parallel der Oberfläche, teils entlang den Kanälen. Sind letztere groß, so kann daher ihr Verlauf an den Lücken des Skeletts erkannt werden (Fig. 71, S. 62). Es befindet sich hauptsächlich in der Region der Geißelkammern, vielfach ist aber noch ein Haut- oder Rindenskelett ausgebildet, teils aus isolierten Fleischnadeln, teils als feste Deckschicht, leider fossil nur selten erhalten. Die Enden der Nadeln ragen dabei oft frei heraus, so vor allem an den Körperöffnungen, zum Schutze, oder an der Basis, der Befestigung der Schwämme dienend.

Die mit Kalknadeln versehenen Schwämme stehen als Unterklasse *Calcispongia* allen anderen, den *Silicispongia* gegenüber, unter welchen die mit dreiachsigen Kieselnadeln ausgestatteten *Triaxonia* von den übrigen, den *Demospongia*, scharf getrennt sind, die durch Übergänge verbunden erscheinen. Im weiteren wird bei den *Calcispongia* der Bau des Weichkörpers, bei den *Silicispongia* vor allem der des Skeletts zur Einteilung verwandt, in der Detailsystematik jedoch stets in erster Linie der letztere, weniger die Körperform.

1. Unterklasse: Calcispongia.

Alle Kalkschwämme durchlaufen ein sackförmiges *(Olynthus-)* Stadium und fast sämtliche scheiden Calcitnadeln aus, und zwar nur monaxone mit verschiedenen Enden und triaktinale mit wechselnden Winkeln, an welchen noch ein vierter, gastralwärts gerichteter Strahl vorkommen kann. Oft finden sich alle Typen gleichzeitig, Fleischnadeln kommen aber nicht vor (Fig. 59).

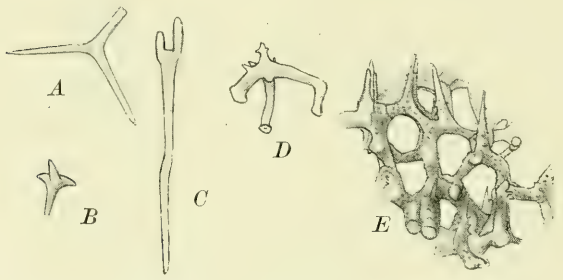


Fig. 59. † *Plectroninia Halli Hinde* (1900) (*O. Heterocoela, Pharetrones*). Eocän, Victoria, Australien.
A—*C* Hautskelettnadeln, *A* Dreistrahler $^{133}/_{1}$, *B* Vierstrahler $^{133}/_{1}$, *C* Gabel $^{333}/_{1}$, *D* unregelmäßiger Vierstrahler $^{133}/_{1}$, *E* Stützskelett aus verschmolzenen Vierstrahlern, Vertikalschnitt $^{30}/_{1}$.

Bei den dünnwandigen *(Ascon-)* Formen sind die Nadeln einschichtig tangential ziemlich regelmäßig angeordnet, bei den dickwandigen (*Sycon-* und *Leucon-*) Formen aber finden sich außerdem noch Nadelsysteme den Kanälen entlang, auch am Osculum und am Stiel, oder die Nadeln sind ziemlich unregelmäßig verteilt. Manchmal sind sie bei ihnen aber auch dicht aneinander geschoben oder sogar verschmolzen und dann großenteils in netzförmigen Zügen angeordnet; sehr selten sind statt Nadeln Aragonitkügelchen vorhanden.

Die vielgestaltigen, nie großen Formen bilden sehr häufig Stöcke und sind alle marin und meistens Seichtwasserbewohner. Da die 1. Ordnung *Homocoela (Ascones)*, welche die dünnwandigen Formen enthält, fossil unbekannt ist, kommt hier nur die

2. Ordnung: Heterocoela

in Betracht, die nur dickwandige umfaßt. Von den kleinen ***Sycones***, um deren radiale Geißeltuben die freien Nadeln angeordnet sind, kennt man wenigstens einige unsichere Angehörige in Kreide und Jura, und wahrscheinlich schließen sich ihnen die † ***Sphinctozoa*** an, die von der Kreide bis zum Karbon in Europa und im Oberkarbon von Indien und Nebraska gefunden sind. Ihre Körper, die meist zylindrisch oder keulenförmig, manchmal zu ästigen Stöcken zusammengesetzt sind, zeigen stets eine eigentümliche äußere und innere Segmentierung und durch kragenartige Einstülpung des Oscularrandes oft noch einen zentralen zylindrischen Hohlraum, z. B. bei † *Barroisia* (Fig. 60), bei der auch außer einer Wandschicht von Dreistrahlern an den Ostia sehr feine Stabnadeln nachgewiesen sind.

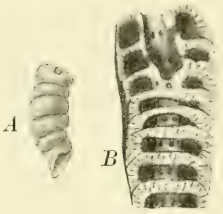


Fig. 60.
A † *Barroisia helvetica de Loriol* (1869) (*O. Heterocoela,* † *Sphinctozoa*). Untere Kreide (Urgonien), Neuchâtel, Schweiz. Seitlich $^1/_1$.
B † *Barroisia anastomasans Mant.* Untere Kreide (Aptien), Nordfrankreich (aus Steinmann 1882). Medianer Vertikalschnitt $^2/_1$.

Angehörige der mit kompliziertem Kanalsystem versehenen ***Leucones*** sind nur ganz vereinzelt gefunden, z. B. *Leucandra* im Lias von England. Im Stillen Ozean leben aber ganz wenige in den Kanälen ähnliche Gattungen, an welche sich die wohl etwas heterogene

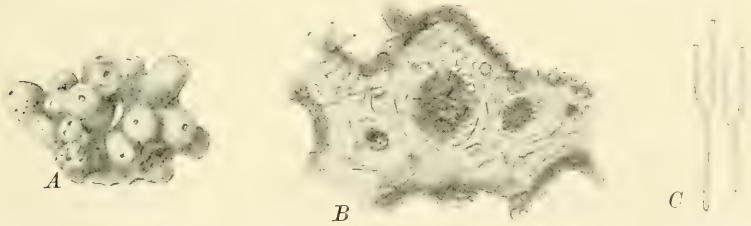


Fig. 61. † *Peronidella pistilliformis Lamouroux* (*O. Heterocoela, Pharetrones*). Mittlerer Jura (Groß-Oolith), Bath, England (aus Hinde 1893).
A Stock $^1/_1$, *B* Wandquerschnitt, im Kalkfasernetz Nadeln erkennbar $^{40}/_1$, *C* Gabelnadeln aus demselben $^{200}/_1$.

Gruppe der ***Pharetrones*** am besten anreiht, die fossil im Eocän Australiens sowie formenreich und weit verbreitet im Mesozoikum und bis in das Devon vertreten ist. Hier sind die Nadeln, die sehr

oft die Form zweizinkiger Gabeln haben, in verästelten Zügen und häufig auch in einer Deckschicht angeordnet und greifen teils nur ineinander, teils verschmelzen sie innig (Fig. 59, S. 56, u. 61). Bei den fossilen ist aber selten mit Gewißheit zu entscheiden, ob die erhaltenen Faserzüge ursprünglich oder nur durch Fossilisation entstanden sind, und es herrscht deshalb in der Gruppe noch viel Unsicherheit.

2. Unterklasse: Silicispongia.

Bei der Hauptmasse der Schwämme finden sich nur syconale und vor allem leuconale Typen, und hier treten all die verschiedenerlei Formen von Kieselnadeln, seltener nur ein Spongingerüst auf oder es fehlt jedes Skelett. Einzelindividuen wie Stöcke aller Art und Größe finden sich hier, und dieser Mannigfaltigkeit entspricht die des Wohnortes, indem Süßwasser-, Seichtwasser- bis Tiefseebewohner vorkommen, auch gehen die Kieselschwämme bis in das Kambrium zurück.

1. Legion: Triaxonia.

1. Ordnung: Hexactinellida, Sechsstrahler.

Bei den zahlreichen Formen mit dreiachsigen Nadeln ist nicht nur dadurch eine große Mannigfaltigkeit gegeben, daß sechs bis einer der rechtwinklig sich schneidenden Strahlen ausgebildet sein können, sondern daß insbesondere die Enden der winzigen Fleischnadeln in der verschiedensten Weise kompliziert sind. Sie sind systematisch besonders wichtig, fossil aber fast nie erhalten (Fig. 62). Da die Schwämme trotz ihrer meist dünnen Wand in der Regel ein dem leuconalen Typus entsprechendes Kanalsystem haben, ist ihr Stützskelett mehrschichtig. Bei vielen Formen *(Dictyonina)* sind in ihm die Sechsstrahler regelmäßig mit ihren aneinander gelegten Strahlen verlötet, bei anderen *(Lyssacina)* bleiben sie frei oder werden nicht so regulär verkittet. Der Verlauf der Achsenkanäle läßt aber auch bei einem festen Skelett noch die Elemente erkennen (Fig. 63 *C*).

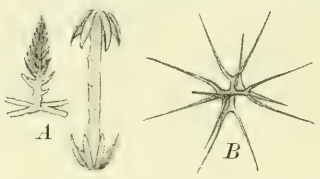


Fig. 62.
Fleischnadeln von *Triaxonia*.
A Hyalonema spec. indet. (*U. O. Amphidiscophora*). Jungtertiär (Miocän, Oamaru-Stufe). Otago, Neuseeland (aus Hinde 1891). Pinnul $^{133}/_{1}$ und Amphidiske $^{66}/_{1}$. *B Holascus tenuis Fr. E. Schulze* (1904). Rezente Tiefsee. Enderbyland, Südpolarmeer. Oxyhexaster $^{150}/_{1}$.

Da die *Hexactinellida* jetzt im tieferen Stillwasser, vor allem in 500 bis 1000 m Tiefe leben, sind sie oft nicht festgewachsen, sondern nur durch einen basalen Wurzelschopf von langen Nadeln verankert

(Fig. 66, S. 60), auch ist ihre Form meist eine regelmäßige, besonders häufig zylindrische oder becherförmige (Fig. 63, 64), und wie viele Tiefseetiere erreichen manche eine ganz erhebliche Größe.

Fig. 63. † *Coeloptychium incisum Römer* (*U. O. Hexasterophora*).
Oberste Kreide (Mukronaten-Stufe), Vordorf bei Braunschweig (aus Zittel 1876).
A von der Seite $^2/_3$, *B* von unten, rechte Hälfte von oben $^2/_3$, *C* † *Coeloptychium Seebachi Zittel* (1878). (*U. O. Hexasterophora*). Oberste Kreide, Haldem, Hannover. Stützskelett $^{43}/_1$.

Ihre eine kleine **Unterordnung *Amphidiscophora,*** bei welcher das Skelett stets locker ist und außer einem Basalschopf die charakteristischen Amphidisken (Fig. 62 *A*) vorhanden sind, ist in isolierten Nadeln rezenter Genera nur im Miocän Neuseelands fossil sicher nachgewiesen. Denn, wenn auch ähnliche lockere Skelette mit Basalschöpfen bis in das Silur hinein gefunden werden, so sind doch die zarten Amphidisken nicht erhalten.

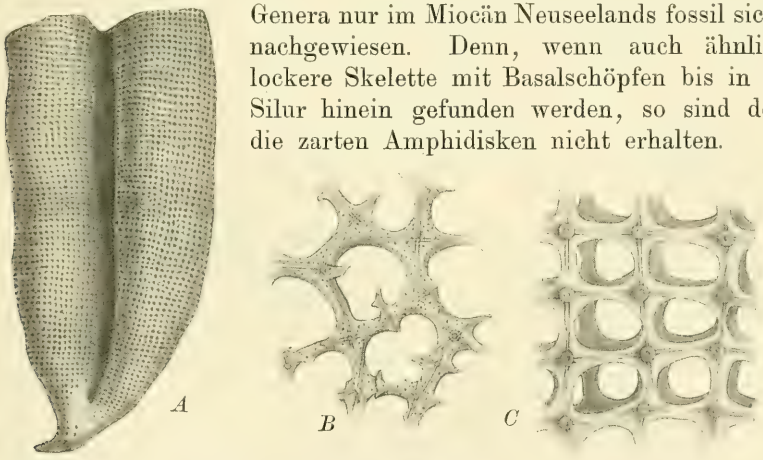


Fig. 64. † *Craticularia parallela Goldfuß* (*U. O. Hexasterophora*).
Oberer Jura (Stufe *ö*), Balingen, Württemberg (aus Quenstedt 1878). *A* Stock von 2 Individuen $^1/_2$
† *Craticularia stellitexta Quenst.* (*U. O. Hexasterophora*).
Oberer Jura (Kimmeridge, Wettinger-Schichten), Baden, Schweiz (aus Oppliger 1897).
B Teil des inneren Oberflächenskeletts $^{40}/_1$, *C* Teil des Stützskelettes $^{40}/_1$.

Bei der anderen umfangreichen **Unterordnung *Hexasterophora*** sind die charakteristischen Hexaster (Fig. 62 *B*, S. 58) zwar auch fast nie fossil erhalten und es gehören dazu auch Formen mit lockerem Skelett, die z. T. ebenfalls einen Basalschopf besitzen, aber viele haben regelmäßig verlötete Stütznadeln und sind direkt festgewachsen.

Fig. 66.
† *Dictyospongia charita Halland Clarke* (1898) (? *Triaxonia*).
Oberst. Devon (Chemung-Stufe), Wellville, New York. Abdruck und Steinkern $^1/_1$.

Mehrere der lebenden Familien und auch Gattungen lassen sich bis in die Kreide zurückverfolgen, und im Tertiär, vor allem aber in der Kreide- und Juraformation schließen sich ihnen zahlreiche ausgestorbene Genera und einige Familien an, teils Formen mit festen Kreuzungspunkten der Stütznadeln (Fig. 64), teils mit durchbrochenen, sogenannten Lychnisken (Fig. 63 *C*).

Fig. 65.
† *Protospongia Hicksi Hinde* (1887) (*Triaxonia*).
Mittelkambrium (Menevian-Stufe), Südwales, England. Unvollständiges Stützskelett $^3/_1$.

Fast alle paläozoischen Familien aber, die vom Unterkarbon bis in das Unterkambrium verbreitet sind, lassen sich nicht sicher hier einreihen. Sie haben sämtlich unverlötete Stütznadeln und meistens ein regelmäßiges dünnes Gittergerüst aus Vier- und Fünfstrahlern (Fig. 65 und 66).

Ganz fraglich in ihrer Stellung sind endlich einige zugleich vorkommende Genera, deren Nadeln

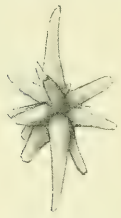


Fig. 67.
† *Asteractinella expansa Hinde* (1887) (? *Triaxonia*).
Unterkarbon, Ayrshire, England. Polyaxone Kieselnadel $^5/_1$.

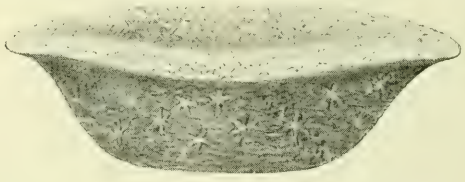


Fig. 68.
† *Astraeospongia meriscus F. Römer* (1860) (? *Triaxonia*).
Obersilur, West-Tennesee, Nordamerika. Schwammkörper von der Seite $^1/_1$.

Sterne mit sechs oder mehr, meistens in einer Ebene liegenden Strahlen sind, also nicht dem triaxonen, sondern dem polyaxonen Typus angehören (Fig. 67 und 68).

2. Legion: Demospongia.

Die weiteren Schwämme lassen sich als *Demospongia* zusammenfassen, denn ihre Kieselnadeln sind außer Polyaxonen z. T. regelmäßige oder irreguläre Tetraxone, die durch Strahlenreduktion in Monaxone übergehen; letztere sind öfters von Sponginfasern umhüllt, und so gibt es Übergänge zu Hornschwämmen, und zuletzt schließen sich auch skelettlose an.[1])

Diese größte Abteilung der *Spongia* ist jetzt in allen Breiten und Tiefen des Meeres und auch im Süßwasser vertreten, und dem entsprechend gibt es auch in ihr die mannigfachsten Formen, Übergänge und Konvergenzen. Der vielgestaltige, meistens dickwandige Körper enthält ein kompliziertes Kanalsystem mit kugeligen Geißelkammern, und durch Faltung und Überwachsen seiner Außenseite ist an ihm oft noch eine besondere Rindenschicht mit einem Rindenskelett vorhanden. Nach dem Skelett kann man *Tetraxonia, Monaxonia, Cerao-* und *Myxospongia* trennen, von welchen die skelettlosen *Myxospongia* natürlich hier nicht in Betracht kommen.

1. Ordnung: Tetraxonia.

Bei den sehr mannigfaltigen Angehörigen der umfangreichen Ordnung sind die Nadeln scharf in Mega- und Mikroskleren geschieden, tetraxon, monaxon und bei den Fleischnadeln auch polyaxon, und ihre Vielgestaltigkeit ist noch dadurch vermehrt, daß sie sehr oft Fortsätze haben und an den Enden verästelt und so oft ganz irregulär werden (Desmen). Doch läßt sich noch ontogenetisch nachweisen, daß sie aus einfachen Vier- und Einachsern hervorgingen.

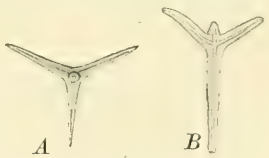


Fig. 69. *Tetractinellida*, reguläre Nadeln.

A † *Ophiraphidites cylindricus Schrammen* (1899). Oberste Kreide, Misburg, Hannover $^{13,5}/_{1}$.
B ? † *Tethyopsis Zittel spec. indet.* Oberste Kreide (Schreibkreide), Norfolk, England (aus Hinde 1880). Triän mit z. T. abgebrochenen Strahlenenden $^{10}/_{1}$.

Die Stützнadeln sind manchmal regulär angeordnet, wobei die oft auftretenden Triäne (Fig. 69*B*) ihren langen Strahl meistens zentralwärts gerichtet haben und so einen radiären Bau anzeigen. Häufiger aber sind sie unregelmäßig angeordnet, und bei vielen Formen sind sie mit ihren verästelten Enden zu einem festen Gerüst verflochten, wonach man Steinschwämme, *Lithistida*, den mit losem Skelett versehenen *Tetractinellida* gegenüberstellt, denn das vor allem auf die Mikroskleren begründete

1) Einige rezente skelettlose und Hornschwämme schließen sich eher an *Triaxonia* als hier an.

System der rezenten *Tetraxonia* läßt sich noch nicht gut bei den fossilen durchführen. Vielfach ragen übrigens die Nadeln auch aus der Oberfläche heraus, und eine ganze Anzahl der meist in mäßiger Meerestiefe lebenden Gattungen ist durch einen Wurzelschopf verankert.

A *B*

Fig. 70. † *Astylospongia praemorsa F. Römer* (Tribus † *Eutaxicladina*).
Mittelsilur (Borkholm-Schicht). *A* Verkieseltes Diluvialgeschiebe, Westpreußen (aus Rauff 1894), $^2/_3$. *B* Gerüst $^{25}/_1$ (aus Zittel 1884).

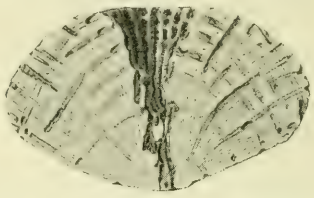
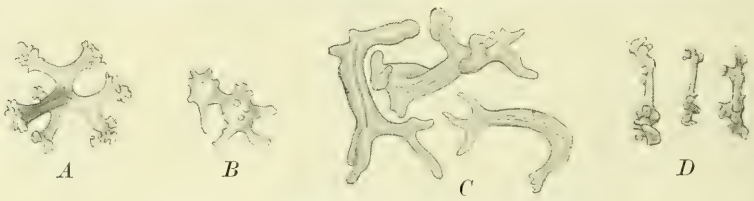


Fig. 71. † *Aulocopium aurantium Oswald* (Tribus *Tetracladina*).
Silur (Diluvialgeschiebe), Kiel (Holst.) (a. Rauff 1895). Medianer Vertikalschliff $^1/_1$. Zeigt das Stützskelett und die großen sich kreuzenden Kanäle der sehr dicken Wand und die Kanalmündungen im Gastrovaskularraum (Magen).

Die **Unterordnung der *Tetractinellida*,** bei der oft ein Hautskelett sich findet, oft auch nur mikroskl ere Nadeln vorhanden sind, läßt sich in isolierten, sehr selten in vollständigen Resten (Fig. 69), bis in das Karbon zurückverfolgen, die der **Lithistida** aber in zahlreichen wohlerhaltenen[1]) Formen bis in das oberste Kambrium. Sie



A *B* *C* *D*

Fig. 72. Skelettelemente von *Lithistida*.
A † *Jerea Quenstedti Zittel* (Tribus *Tetracladina*). Oberste Kreide, Hannover (aus Zittel 1878), $^{32}/_1$. *B* † *Cylindrophyma millepora Goldf.* (Tribus *Anomocladina*). Oberer Jura, Schwaben (Ebenda), $^{32}/_1$. *C* † *Megalithista foraminosa Zittel* (Tribus *Megamorina*). Oberer Jura, Nattheim (Württemberg) (Ebenda), $^{21}/_1$. *D* † *Pemmatites arcticus Dunik.* (Tribus *Rhizomorina*). Unteres Perm (Artinsk-Stufe), Krasnoufinsk, Perm, Rußland (aus Tschernytschew 1898), $^{32}/_1$.

lassen sich vorläufig nach der Stütznadelausbildung in fünf Familiengruppen teilen, von welchen die † *Eutaxicladina* hauptsächlich silurisch, die anderen aber vor allem rezent und mesozoisch sind.

Bei den meist kugeligen Angehörigen der ersteren besteht das ziemlich regelmäßige Gerüst aus Vierstrahlern, deren einer Strahl kurz

1) Abgesehen von den Fleischnadeln, die auch einem Teil der rezenten fehlen.

und verdickt ist, während die anderen drei unter sich gleichartig am Ende zerteilt und oft gabelig sind (Fig. 70). Noch regelmäßiger sind die Vierstrahler bei den *Tetracladina* (Fig. 71, 72*A*, 58, S. 55), die sehr verschieden gestaltete Körper haben und bis in das Kambrium zurückgehen. Kaum als Vierstrahler zu erkennen und z. T. von Einstrahlern ableitbar sind aber die Gerüstelemente der vielgestaltigen *Anomocladina*, *Megamorina* und *Rhizomorina* (Fig. 57, S. 54, u. 72). Die wenigen ältesten Angehörigen der ersteren finden sich übrigens schon im Silur, die *Rhizomorina* sind aber erst bis zum Karbon mit genügender Sicherheit nachgewiesen.

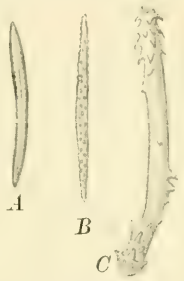


Fig. 73.
Spongilla † *gigantea Traxler* (1897) (O. *Monaxonia*).
Jungtertiär, Untermiocän (Diatomeenschiefer), Bilin in Böhmen. *A* Gerüstnadel $^{100}/_{1}$, *B* Fleischnadel $^{345}/_{1}$, *C* Nadel des Encystierungs(-Gemmula)-Stadiums $^{345}/_{1}$.

2. Ordnung: Monaxonia.

Die sehr mannigfaltigen Formen mit isolierten einachsigen Nadeln, die bald nur durch Fasergewebe, bald von Spongin umhüllt werden und öfters ein Hautskelett bilden, haben nie einen Wurzelschopf. Sie sind ja meistens Bewohner des marinen Seichtwassers, und eine Familie ist auch im Süßwasser kosmopolitisch verbreitet. Fossil lassen sie sich, allerdings fast nur in isolierten Nadeln, bis in das oberste Kambrium zurück verfolgen, die Süßwasserformen aber bloß bis in das Jungtertiär (Fig. 73). Manche marine Seichtwasserbewohner bohren mit Hilfe chemischer Einwirkung in Kalkstein und Kalkschalen, und ihre Gänge sind auch fossil bis in den Lias gefunden, doch kaum charakteristisch genug zur sicheren Bestimmung.

3. Ordnung: Ceraospongia.

Die nicht recht einheitliche Ordnung der Hornschwämme, deren Sponginfasern oft einen Markkanal besitzen und manchmal kleine Fremdkörper umschließen, ist nur im Meer, vor allem in warmem Seichtwasser verbreitet. Wenn auch das Spongin nur langsam verwest, sind nur wenige mesozoische Reste so gut erhalten, daß man sie hierher stellen, aber kaum näher bestimmen kann; die meisten Fossilien, die man dazu stellte, sind ganz fragliche Gebilde.

Das geologische Vorkommen und die Entwicklung der Schwämme.

Auch von den Spongien, die Kiesel- oder Kalknadeln ausscheiden, bieten nur die mit festem Skelett versehenen gute Erhaltungsbedingungen, also die *Pharetrones*, † *Sphinctozoa*, viele *Triaxonia* und die

Lithistida, von den übrigen findet man selten mehr als zerstreute Nadeln, und zwar fast nur kieselige. Solche sind auch jetzt vielen Sedimenten beigemengt, manchmal bilden sie, z. B. in Tiefseeabsätzen, bis zu zwei bis drei Prozent der Masse, sehr selten mehr, wenn auch die Horn- und Kalkschwämme, sowie die *Monaxonia* im Seichtwasser, die *Triaxonia* und *Tetraxonia* aber im mäßig tiefen Stillwasser bis in die Tiefsee gegenwärtig eine ziemliche Rolle spielen.

Bei den fossilen Schwämmen sind Kalknadeln sehr selten gut erhalten, und Metamorphosen kommen sehr oft vor, so sind die Körper von Kieselschwämmen häufig verkieselt, ihre Nadeln aber dabei in Kalkspat oder Brauneisen verwandelt. Deshalb muß hier ihre Form, nicht die chemische Zusammensetzung bei der Bestimmung maßgebend sein.

Entsprechend der jetzigen Verbreitung fand man im Känozoikum *Pharetrones* nur im Eocän Australiens und nur in miocänen Absätzen aus mäßiger Tiefe in Italien und Algerien, von wo man ja auch an *Radiolarien* reiche Schichten kennt, vollständige Reste von *Hexactinellida* und *Lithistida*, die sich eher an Formen der oberen Kreide als an lebende anschließen. Isolierte, ausnehmend gut erhaltene Kieselnadeln gleicher Fazies und wenig geringeren Alters in Neuseeland gehören aber fast ausschließlich lebenden Gattungen an, und in dem größtenteils aus Küsten, Süßwasser- und Landablagerungen bestehenden Diluvium und Tertiär anderer Gegenden kommen nur isolierte Nadeln aller Art vor.

Im Mesozoikum waren die Verhältnisse offenbar insofern die gleichen wie jetzt, als die Kalkschwämme meistens in typischen Seichtwasserablagerungen sich finden, die *Lithistida* und *Hexactinellida* vor allem in reinen Kalksteinen, Bildungen küstenfernen tieferen Wassers, und als sie sehr selten zusammen vorkommen. Aber die *Pharetrones* waren anscheinend allgemein verbreitet, dazu kamen die † *Sphinctozoa*, und auch die Kieselschwämme waren z. T. häufiger und formenreicher als jetzt.

Die genannten Kalkschwämme sind in allen mesozoischen Formationen hauptsächlich Europas häufig, nur fehlen sie, wie überhaupt Spongien, der germanischen (binnenländischen) Fazies der Trias fast ganz. Die Nadeln der *Demospongia*, speziell der *Tetractinellida* und *Monaxonia* setzen oft ganze Schichten zusammen, und viele Kieselknollen sind wahrscheinlich aus Kieselschwammresten hervorgegangen, auch *Lithistida* und *Hexactinellida* erscheinen speziell in der oberen Kreide und im oberen Jura Mitteleuropas massenhaft und in den riffartigen Schwammkalken des letzteren geradezu gesteinsbildend. In der Trias dagegen spielen sie keine besondere Rolle.

Im Paläozoikum, aus dem Schwammreste fast nur von Europa und Nordamerika beschrieben sind, finden sich *Calcarea* recht selten, † *Sphinctozoa* bis in das Karbon, *Pharetrones* schon im Devon, und isolierte Nadeln von *Tetractinellida* kennt man zwar auch aus dem Karbon und von *Monaxonia* sogar schon aus dem Kambrium, aber nicht in solchen Massen wie im Mesozoikum.

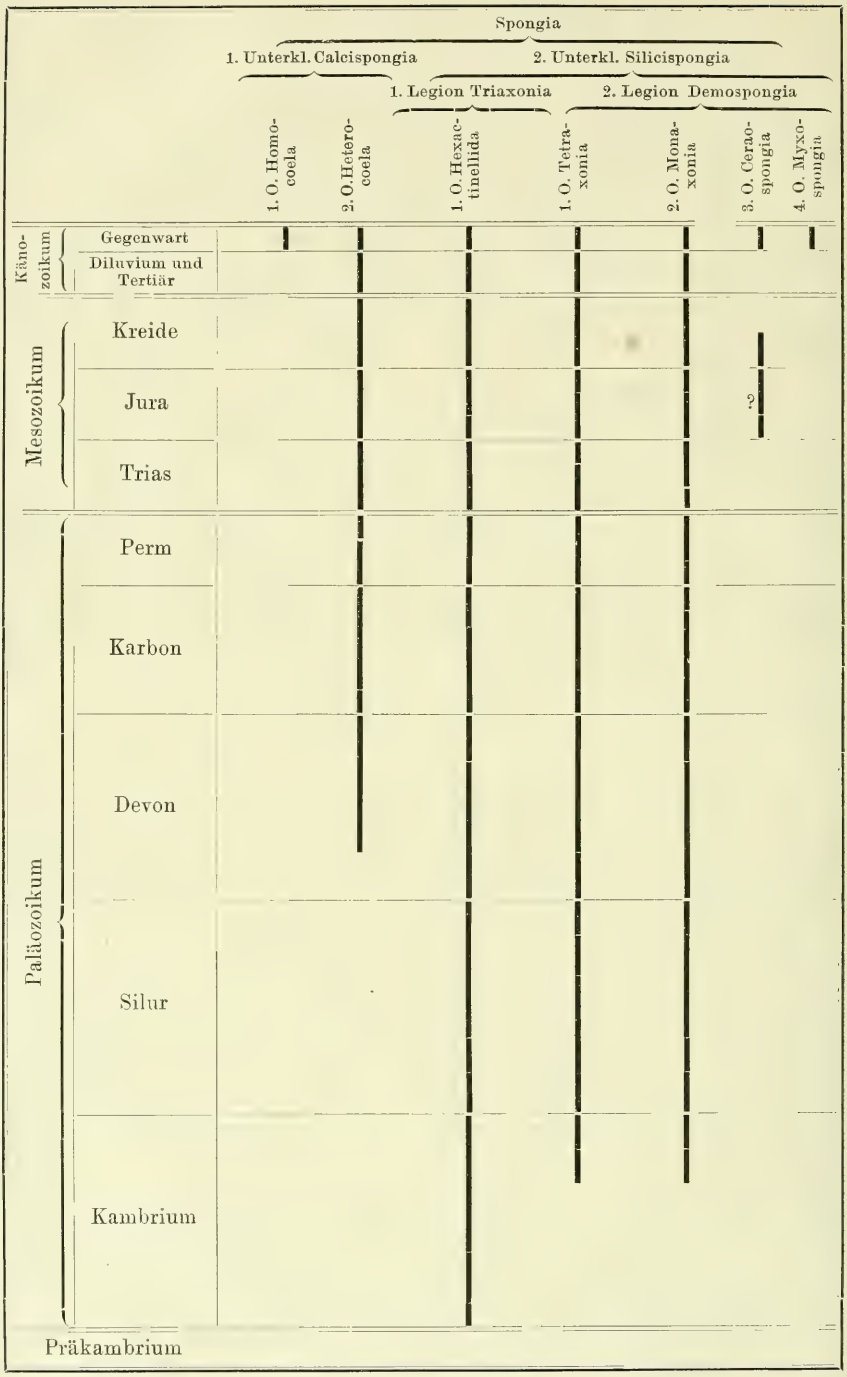
Einige Familiengruppen von *Lithistida* und *Hexactinellida* lassen sich bis in das Kambrium zurückverfolgen, und letztere sind im Devon und Silur formenreich und z. B. in sandigen Ablagerungen des nordamerikanischen Oberdevons recht häufig, also hier nicht in Bildungen der Tiefsee, wenn auch nach der regelmäßigen Schwammgestalt und der Anheftung durch Wurzelschöpfe zu schließen, in solchen des Stillwassers (Fig. 66, S. 60). Es sind jedoch nur Gattungen mit unverlöteten Nadeln und fast immer mit Vier- und Fünfstrahlern, denen sich auch einige aberrante mit polyaxonen Nadeln anschließen.

Die Schwämme sind demnach ein schon im Kambrium differenzierter Tierstamm und mindestens seit dem Mesozoikum in ihrer Lebensweise sehr konstant. Viele Gattungen sind auch als ziemlich langlebig erwiesen; so gehen manche rezente Kieselschwämme bis in die obere Kreide zurück und † *Craticularia* (Fig. 64, S. 59) z. B. wurde in Miocän-, Kreide- und Juraschichten gefunden.

Die Entwicklung der Spongien läßt sich bei der unvollkommenen Überlieferung nicht klarlegen. Ob die *Calcarea* jünger sind als die *Silicispongia* ist bei ihrer geringeren Erhaltungsfähigkeit nicht zu entscheiden; sicher ist nur, daß ihre mit festem Skelett versehenen Formen im Mesozoikum ihre Blütezeit hatten und im Känozoikum auf wenige nur im pazifischen Ozean verbreitete *Pharetrones* beschränkt wurden. Die *Silicispongia* waren schon im älteren Paläozoikum in mehrere Gruppen differenziert, und gewisse *Triaxonia* hatten dort schon ihre Blütezeit, die meisten Kieselschwämme in Formen und Individuenmenge jedoch erst im Mesozoikum. Hier treten auch die *Hexactinellida* mit wohl entwickelten Sechsstrahlern und regelmäßig verlöteten Nadeln auf, und von da an erst spielen komplizierte z. B. ästige Stöcke (Fig. 61, S. 57) bei den Schwämmen eine Rolle. Die größten *Silicispongia* fand man sogar erst in den jetzigen Meeren.

Diagnosen der Spongien-Gruppen.

1. Unterklasse: *Calcispongia.* Kleine marine Seichtwasserbewohner mit Kalknadeln. Rezent bis Devon.
   1. Ordnung: *Homocoela.* Einfache dünnwandige Säcke mit isolierten Nadeln. Fossil unbekannt.


Spongia
1. Unterkl. Calcispongia
2. Unterkl. Silicispongia
1. Legion Triaxonia
2. Legion Demospongia
1. O. Homocoela
2. O. Heterocoela
1. O. Hexactinellida
1. O. Tetraxonia
2. O. Monaxonia
3. O. Ceraospongia
4. O. Myxospongia
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium
Präkambrium
?

2. Ordnung: *Heterocoela.* Geißelepithel auf Radialtuben oder Geißelkammern beschränkt. Vier-, drei- oder einstrahlige Nadeln isoliert, verflochten oder verschmolzen. Rezent bis Devon.

2. Unterklasse: *Silicispongia.* Geißelepithel meistens auf Kammern beschränkt. Mit Kieselnadeln, Sponginfasern oder ohne Skelett. Fast nur marin, rezent bis Kambrium.

1. Legion: *Triaxonia.* 1. Ordnung: *Hexactinellida.* Meist dünnwandige, oft große und regelmäßig gestaltete Stillwasserbewohner mit regulären, isolierten oder zu einem Gerüst verkitteten dreiachsigen Nadeln. Fragliche paläozoische mit isolierten mehrachsigen Nadeln. Rezent bis Kambrium.

2. Legion: *Demospongia.* Vielgestaltige, meist dickwandige Formen mit vier- oder einachsigen Nadeln, oder nur mit Spongin oder skelettlos. Rezent bis Kambrium.

1. Ordnung: *Tetraxonia.* Vielgestaltig, oft im Stillwasser. Außer winzigen Fleischnadeln vier- oder einachsige isolierte Skelettnadeln oder diese durch unregelmäßige Fortsätze zu einem festen Gerüst verbunden. Rezent bis Kambrium.

2. Ordnung: *Monaxonia.* Mit isolierten einachsigen Nadeln, oft auch mit Spongin. Meist marine Seichtwasserbewohner, auch im Süßwasser. Rezent bis Oberkambrium.

3. Ordnung: *Ceraospongia.* Mit Sponginskelett, oft Fremdkörperchen darin. Marin, meist Seichtwasser. Unsichere fossil im Mesozoikum.

4. Ordnung: *Myxospongia.* Skelettlos. Fossil unbekannt.

Literatur.

Hall and Clarke, J. M.: A memoir on the palaeozoic reticulate Sponges constituting the family Dictyospongidae. Univ. State New York 1898.

Hinde, G. H.: Catalogue of the fossil Sponges in the geological department of the British Museum. London 1883.

Hinde, G. H.: A monograph of the british fossil Sponges. Palaeontogr. Soc. London, 1887, 1888, 1893.

Rauff: Palaeospongiologia. Palaeontogr. Bd. 40, 41, Stuttgart 1893, 1894.

Schrammen, A.: Neue Kieselschwämme usw. aus der oberen Kreide der Umgebung von Hannover und Hildesheim. Mitteil. Römer-Mus., Nr. 10, 14, 15, 19, Hildesheim, 1899, 1901, 1902, 1903.

Steinmann, G.: Pharetronen-Studien. Neues Jahrb. f. Miner. usw. Stuttgart, 1882 II.

Zeise, O.: Die Spongien der Stramberger Schichten. Palaeontogr., Suppl. 2, Stuttgart 1897.

2. Unterstamm: Cnidaria.

Die *Cnidaria* sind durch den Besitz von Nesselkapseln ausgezeichnet und bestehen vor allem aus Ekto- und Entoderm und deren Abkömmlingen. Wenn ein festes Skelett vorhanden ist, setzt es sich aus kohlensaurem Kalk oder einer hornartigen Substanz zusammen und wird fast ausnahmslos vom Ektoderm abgeschieden. Die Tiere besitzen sehr häufig Tentakeln (Fangarme) um die Mundöffnung, die

zum Ein- und Austritt des Wassers, der Nahrung und der Abfallstoffe dient, und zeigen meistens einen radiären, dabei aber häufig auch untergeordnet einen zweiseitig symmetrischen Bau. Sie leben oft in Stöcken, teils festsitzend, teils planktonisch im Meer, viel seltener in Brack- und Süßwasser und besitzen eine bedeutend stärkere Beweglichkeit als die Spongien.

Nach der Ausbildung der festsitzenden Polypen und frei schwimmenden Medusenform unterscheidet man vier Klassen, wovon die isoliert stehenden, nur planktonischen *Ctenophora* fossil nicht vorkommen, während die *Hydrozoa*, *Scyphozoa* und *Anthozoa* wenigstens teilweise hier in Betracht kommen.

1. Klasse: Hydrozoa.

Die radiär gebaute Polypenform, die sehr selten über wenige Millimeter groß ist und meist im seichten Meerwasser festsitzend lebt, besteht fast nur aus einem einfachen dünnwandigen Sack, dessen Mundöffnung von einem Tentakelkranz umgeben ist. Durch Knospung entstehen oft Stöcke, deren Individuen (Zooide) durch verästelte Röhren zusammenhängen und meistens di- oder polymorph sind, indem die einen nur der Ernährung, andere nur der Fortpflanzung, der Verteidigung und anderem dienen. Bei solchen Stöcken scheidet das Ektoderm sehr oft eine kutikulare chitinöse Hülle (Periderm) aus, die selten verkalkt und allein fossil erhalten ist. Deshalb kommen hier die peridermlosen Süßwasserpolypen und die frei schwimmenden Medusen, welche durch den Besitz eines Saumes (Velum) an ihrem Schirm charakterisiert sind und nie fossil sicher nachgewiesen wurden, nicht in Betracht, und wir haben es statt mit sechs nur mit den drei nach ihrem Periderm unterschiedenen Ordnungen *Hydrocorallinae*, *Tubulariae* und *Campanulariae* in ihren ungeschlechtlichen Polypenstöcken zu tun, an die sich unsichere, nur fossile Gruppen anschließen.

1. Ordnung: Hydrocorallinae.

Die nur zwei Familien umfassende Ordnung besteht aus winzigen trimorphen Polypen, deren sehr individuenreiche Stöcke ein massives oder ein ästiges und dann meist fächerförmiges Skelett aus kohlensaurem Kalk aufbauen. Seine Oberfläche zeigt feine Höcker und Furchen und größere Poren (Gastroporen) und meist in einem Kranz um sie kleine (Dactyloporen), die beide zu vertikalen (Zooid-) Röhren führen, deren ältere, nicht mehr bewohnte Teile häufig durch Querböden (*Tabulae*) abgeschlossen sind und die manchmal auch ein zentrales vertikales Kalksäulchen enthalten. In sie können sich die zwei Polypen-

formen zurückziehen, außerdem finden sich aber noch becherförmige Ampullen im Skelett, in welchen die geschlechtlichen Medusen entstehen. All diese Hohlräume haben keine dichte Wand, denn sie sind durch ein Netz von Kanälen verbunden, die nach allen Richtungen verzweigt und gekrümmt sind.

Von den rezenten Formen, deren Skelett, abgesehen von der mikroskopischen Struktur und dem Fehlen echter radiärer Kalksepten, dem mancher Steinkorallen sehr ähnlich ist, nehmen die massigen *(Milleporidae)* an dem Aufbau der Korallenriffe teil, während die ästigen mehr in der Tiefsee verbreitet sind. Ersteren nah verwandte

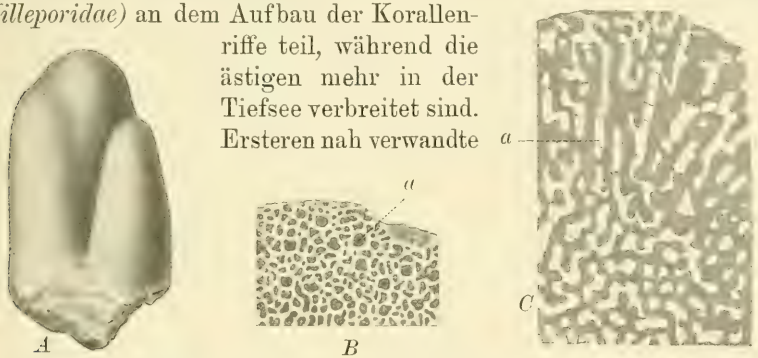


Fig. 74. † *Milleporidium Remesi Steinmann* (1903) (*O.* ? *Hydrocorallinae*).
Oberster Jura (Tithon), Stramberg, Mähren.
A unten unvollständiger Stock $^3/_4$, *B* Tangentialschliff in auffallendem Lichte $^6/_1$, *C* Längsschnitt durch die Astspitze in durchfallendem Lichte $^{15}/_1$, *a* Zooidröhren mit Querböden.

Formen fand man nur sehr selten fossil im Tertiär. Von unsicherer Zugehörigkeit sind ganz vereinzelte Stöcke aus dem Mesozoikum und obersten Karbon, z. B. † *Milleporidium* (Fig. 74) und *Myriopora Volz*, deren Zooidröhren nicht deutlich dimorph sind.

2. Ordnung: Tubulariae.

Bei der viel formenreicheren Ordnung bilden die Polypen meistens auch Stöcke und scheiden ein chitinöses Periderm an ihren Stielen und den basalen Verbindungsröhren (Hydrorhizen) aus, welch letzteres in der Familie der *Hydractinidae* selten verkalkt. Diese kleinen polymorphen Bewohner mariner Küstengewässer sitzen mit ihrem dichten Basalröhrengeflecht Fremdkörpern und zwar häufig von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenschalen auf und können sie manchmal auflösen oder an ihrer Mündung weiterbauen. Sie scheiden dabei wenige horizontale Lamellen *(Laminae)* aus, die aus einem Fasernetz bestehen, in den Interlaminarräumen durch vertikale Zwischenpfeiler gestützt sind und auf ihrer stacheligen Oberfläche meist größere hohle Stacheln zum Schutze der Polypen sowie ein Netz von

Furchen (Sarkorhizen), Abdrücke der Basalröhren, haben. Bei einer Art verkalkt das Chitin selbst, öfters aber lagert sich in den Interlaminarräumen sekundär Kalk ab (Fig. 75).

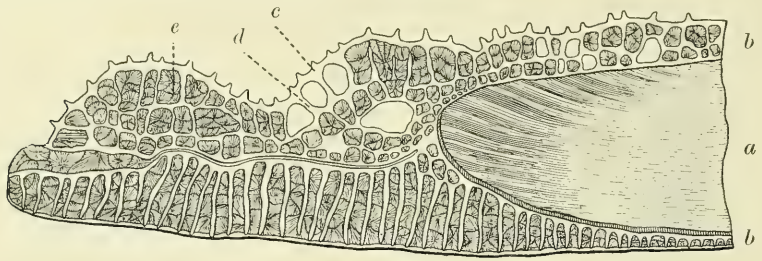


Fig. 75. *Hydractinia echinata Flem.* (*O. Tubulariae*).
Rezent, Ostsee, Schweden (aus Aurivillius 1891).
Querschliff durch die basalen Hartteile an der Mündung einer Schnecke (*Littorina littorea L.*) vergr. *a* Schneckenschale, *b* Chitinskelett, *c* Lamina, *d* Pfeiler, *e* durch Kalkspat ausgefüllte Hohlräume.

Stärker verkalkte Skelette, die meistens aus zahlreicheren Lamellen bestehen und oft mehrere Zentimeter große Auswüchse bilden, finden sich im Jungtertiär von Süd- und Westeuropa sowie von Mary-

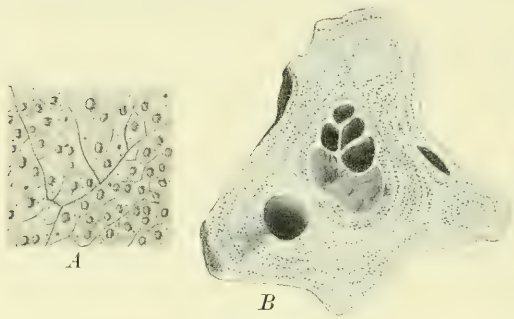


Fig. 76.
† *Cyclactinia incrustans Goldf.* (*O. Tubulariae*).
Jungtertiär (Pliocän), Norditalien (aus Vinassa 1899).
A Oberfläche mit Höckern, Sarkorhizen und einzelnen Poren, vergr., *B* Querschnitt eines höckerigen Knollens $^3/_4$. Eine Schneckenschale ist ganz von den Kalkschichten umhüllt.

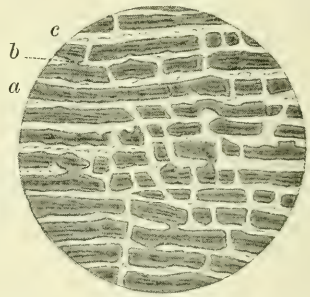


Fig. 77. † *Ellipsactinia ellipsoidea Steinmann* (*F.* † *Sphaeractinidae*).
Oberster Jura, Italien (aus Canavari 1893).
Vertikalschliff in durchscheinendem Licht $^8/_1$. Dicke Lamellen *a* mit dunkler Mittelschicht, spärliche Pfeiler *b* in den (hellen) Interlaminarräumen *c*.

land nicht selten (Fig. 76), während aus dem Alttertiär noch wenige bekannt geworden sind.

Als recht fragliche Zugehörige rechnet man aber auch kugelige, elliptische oder knollige Kalkskelette des marinen Mesozoikums hierher, deren allseitig höckerige Oberfläche keine Ansatzstelle besitzt, die aber öfters einen Fremdkörper rings umhüllen. Davon stehen die † *Sphaeractinidae* (Fig. 77), die in Grenzschichten von Jura und Kreide

der Mittelmeerländer ziemlich häufig und vielleicht auch in der alpinen Trias vertreten sind, ihnen wohl am nächsten, denn ihr Skelett besteht aus festen, konzentrischen Lamellen mit senkrecht durchsetzenden, kurzen Kanälen und kurzen Zwischenpfeilern.

Die in der Trias von den Alpen bis zum Himalaya verbreiteten † *Heterastrididae* aber (Fig. 78) haben zwar auch kurze Vertikalröhren, jedoch ein unregelmäßig netzförmiges Skelett, das nur unter den Höckern der Oberfläche tangential strahlige Anordnung zeigt und † *Parkeria* in der oberen Kreide (Cenoman) Englands ist zwar auch kugelig und warzig, besteht aber aus durchgehenden Radialpfeilern und konzentrischen Lamellen, die alle aus winzigen kurzen Radialröhrchen zusammengesetzt sind.

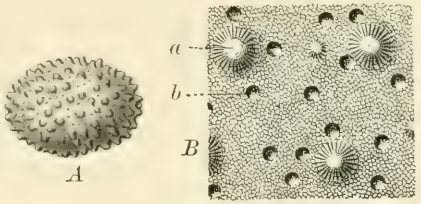


Fig. 78. † *Heterastridium monticularium Duncan* (*F.* † *Heterastrididae*).
Obere Trias, östlicher Balkan (aus Steinmann 1893). *A* Körper seitlich $^1/_1$, *B* Oberfläche $^3/_1$, *a* Höcker, *b* Zooidröhrenmündung.

1. Anhang: † Stromatoporidea.

Vereinzelt in marinen mesozoischen und jungpaläozoischen Ablagerungen besonders Südeuropas, auch schon im Untersilur, vor allem aber im Devon und Obersilur, finden sich Skelette aus kohlensaurem Kalk, die am besten an die fossilen fraglichen Verwandten der *Hydractinidae* und *Hydrocorallinae* sich anschließen, in ihrer Stellung aber so unsicher sind, daß sie von manchen z. T. an festgewachsene unregelmäßige *Foraminifera*, z. T. an *Calcispongia* angereiht wurden.

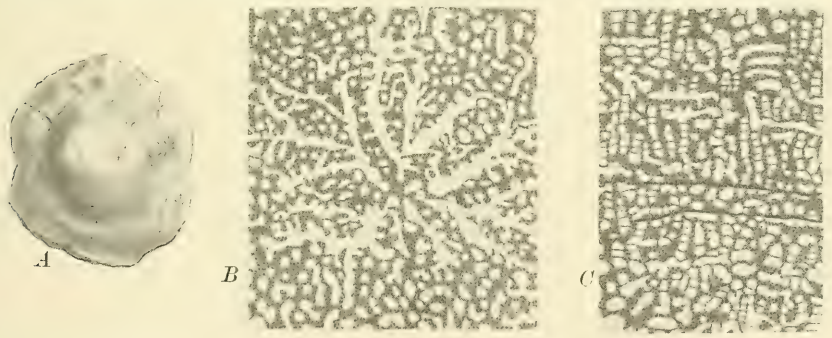


Fig. 79. † *Stromatopora typica Rosen* († *Stromatoporidea*).
Obersilur (Wenlock-Kalk), England (aus Nicholson 1891).
A Oberseite eines kleinen Exemplars $^2/_3$, *B* Tangentialschliff $^{7,5}/_1$, beide mit Astrorhizen, *C* Vertikalschliff $^{7,5}/_1$, mit Zooidröhren und Böden.

Sie sind meistens knollig oder fladenförmig, öfters auch inkrustierend, erreichen, wenn auch selten, die ansehnliche Größe von $^1/_3$ m Durchmesser und bestehen in der Hauptsache aus konzentrischen Lamellen und vertikalen, die Interlaminarräume durchsetzenden Pfeilern, die beide oft eine dunkle Mittellinie (? Kanäle oder unverkalkte Chitinteile) erkennen lassen.

Die Lamellen sind meistens wellig gebogen, mit Poren versehen oder netzförmig und oben mit Höckerchen besetzt, und oft strahlen von diesen oder von einer Öffnung einer Vertikalröhre verzweigte Furchen aus, die dann als Kanäle die Lamelle schräg durchsetzen, (Astrorhizen, Fig. 79 *A, B*). Manchmal sind auch größere Vertikalröhren mit Querböden vorhanden (Fig. 79 *C*); falls sie eine eigene Wand haben wie bei der devonischen † *Caunopora*, sollen es aber nur von Stromatoporen umwachsene † *Tabulata* (s. S. 81 ff.!) sein. Die Unterseite der Stöcke zeigt endlich meistens eine besondere, dichte, runzelige Kalkdeckschicht (Epithek).

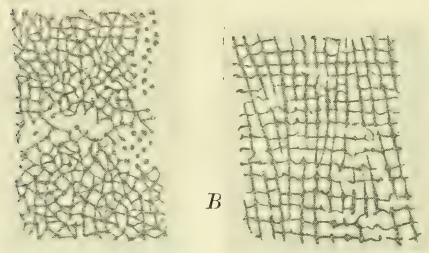


Fig. 80. † *Actinostroma hebbornense Nicholson* (1889) († *Stromatoporidea*).
Mitteldevon, Paffrath, Eifel.
A Tangentialschliff $^8/_1$, zeigt die netzförmige Lamelle und die runden Querschnitte der Pfeiler, *B* Vertikalschliff $^8/_1$.

Man kann die Gruppe danach einteilen, daß bald die tangentialen und vertikalen Skelettelemente deutlich entwickelt und unterscheidbar sind (rektilineare Struktur, Fig. 80), bald nicht, wodurch ein *Millepora*-artiges wirres Fasergerüst entsteht (kurvilineare Struktur, Fig. 79), daß die vertikalen Teile oft überwiegen, oft ganz zurücktreten, und daß bald Astrorhizen oder Zooidröhren entwickelt sind, bald nicht.

Die im Karbon und Obersilur Europas und vielleicht auch schon im Mittelkambrium Nordamerikas vorkommenden Knollen der † *Spongiostromidae* dürften sich an die kurvilinearen † *Stromatoporidea* anschließen. Die im Permokarbon Ostindiens verbreiteten † *Disjectoporidae* aber unterscheiden sich von den echten *Stromatoporen* durch den Besitz unregelmäßig gebogener Vertikalröhren mit Wirteln von Ampullen.

3. Ordnung: Campanulariae.

Die im marinen Seichtwasser verbreitete Generation winziger Polypen bildet in der Regel zierliche buschige oder ästige Stöckchen, deren chitinöse Hülle (Periderm) nicht nur die festgewachsene Basis

und die Stiele umkleidet, sondern auch Becher um die Nährpolypen, oft auch kleine um die Wehrpolypen und Kapseln (Gonotheken) um die Medusen erzeugenden Geschlechtspolypen bildet. Fossil sind Peridermreste höchstens in den jüngsten Schichten nachgewiesen.

2. Anhang: Graptolithi.

Die Graptolithen sind eine rein marine Gruppe von Tierstöckchen, die zwar in ihrem Habitus und in manchen Einzelheiten den *Campanulariae*, z. T. aber auch der *Rhabdopleura (O. Pterobranchia)* vergleichbar sind, welche den *Enteropneusta* nahe steht (s. S. 171!). Sie sind aber mit beiden nicht näher verwandt, vollkommen ausgestorben und auf das Mitteldevon bis Oberkambrium beschränkt.

Ihre sehr zierlichen Periderme (Rhabdosome) sind stabförmig oder verästelt, und zwar meistens gabelig, und bestanden wohl ursprünglich aus einer etwas biegsamen chitinösen Substanz. Sie lassen aber bei guter Erhaltung eine schwärzliche, mit Anwachsstreifen versehene Wandschicht und anscheinend eine ganz zarte, bräunliche Deckschicht, sowie eine innere und äußere Kalkspatinkrustation erkennen (Fig. 81), was mit zu der Ansicht Anlaß gab, das Skelett sei innerhalb der Weichteile (mesodermal) gebildet, also kein Periderm.

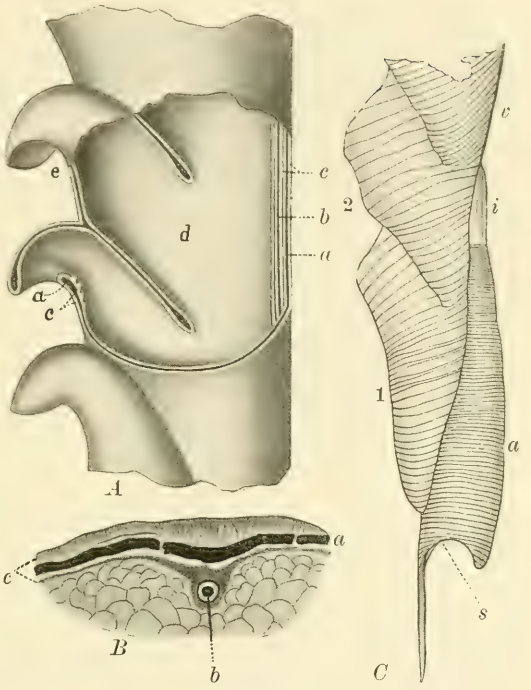


Fig. 81. † *Monograptus priodon Bronn* († *Graptolithi, U. O.* † *Axonophora*).

Obersilur. *A* schematische Rekonstruktion, in der Mitte medianer Längsschnitt, stark vergr. (abgeändert aus Gürich 1896). *a* schwarze Wandschicht, *b Virgula* in Nemaröhre, *c* Kalkspatinkrustation (? Weichteile), *d* innere Zellmündung, *e* äußere nach unten gebogene Zellmündung. *B* Querschliff der Rhabdosom-Rückwand $^{75}/_{1}$, Tachlovitz, Böhmen (ein wenig schematisiert aus Perner 1894). *a* schwarze Wandschicht, *b Virgula* in Nemaröhre, *c* innere und äußere Kalkspatinkrustation, bräunlich gefärbt. *C* † *Monograptus dubius Sueß.* Obersilur, Gotland (aus Wiman 1895). Rhabdosomanfang schwärzlichbraun mit Anwachsstreifen $^{25}/_{1}$. *s Sicula*-Mündung, *a* ihr Apertural-, *i* ihr Initialteil, *v Virgula*, 1 erste, 2 zweite *(Theca)* Zelle.

Fig. 82. † *Dichograptus pristis Hall (U. O.* † *Axonophora*). Untersilur (Utica-Schiefer), Dodgeville, New York (aus Rüdemann 1894). *Sicula* mit Haftscheibe $^{1}/_{1}$.

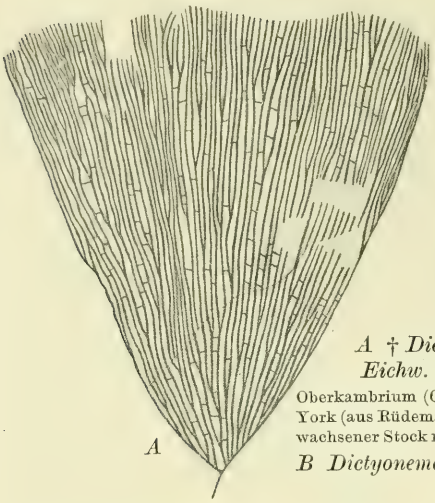


Fig. 83.

A † *Dictyonema flabelliforme Eichw.* (*U. O.* † *Dendroidea*)

Oberkambrium (Graptolithen-Schiefer), New York (aus Rüdemann 1904). Normaler ausgewachsener Stock mit Nema, plattgedrückt $^3/_4$.

B Dictyonema cavernosum Wiman (1897).

Untersilur (Feuerstein), Gotland.

Unterende eines Stockes $^{10}/_1$. Haftscheibe *h* mit Ausläufern, *z* große, *g* kleine Zellmündung (Theca und ? Gonangium).

Fig. 84.

† *Didymograptus dentatus Hall* (*U. O.* † *Axonolipa*).

Untersilur, Schonen, Südschweden (aus Frech 1897).

n Nema, *s* Mündung der *Sicula*, 1 der ersten, 2 der zweiten Theka $^2/_1$.

In allen Gruppen ist eine tütenförmige, zweiseitig symmetrische Embryonalzelle, die *Sicula*, nachgewiesen, deren Spitze in der Regel in einen oft langen und wohl hohlen Faden, das *Nema*, ausgezogen und damit an einer Haftscheibe befestigt zu sein scheint (Fig. 82). Aus der *Sicula* sproßt die erste röhren- oder becherförmige Zelle *(Theca)* hervor und aus ihr die ein-, zwei- oder vierzeilig angeordneten weiteren Zellen, die

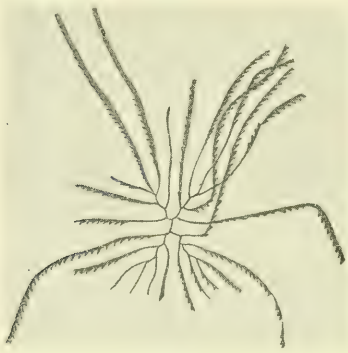


Fig. 85.

† *Goniograptus Thureaui Mac Coy* (*U. O.* † *Axonolipa*).

Untersilur († *Tetragraptus*-Zone), New York (aus Rüdemann 1904).

Ausgewachsener Stock $^1/_1$.

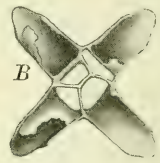


Fig. 86.

†*Phyllograptus angustifolius Hall* (*U. O.* † *Axonolipa*).

Untersilur (Vaginatenkalk), Nordöland, Schweden (aus Holm 1895).

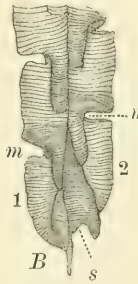
A Rhabdosom seitlich $^3/_1$, *s Sicula*-Mündung, *B* Querschnitt $^6/_1$.

direkt oder durch einen gemeinsamen Hohlraum verbunden sind, in der Regel schräg zur Längsachse stehen und oft mit Stacheln an der Mündung besetzt sind (Fig. 81 *A*, *C*, S. 73).

Während ihre Form in der Detailsystematik als besonders wichtig erscheint, werden die Genera meistens nach der Art ihrer Anordnung und der Verästelung der Stöcke und die scharf getrennten drei Unterordnungen vor allem danach unterschieden, daß bei einer *(†Dendroidea)* die Zellen trimorph sind, und daß bei den monomorphen *(† Graptoloidea)* bei einer ein Achsenstab *(Virgula,* Fig. 81*)* in der Wand vorhanden ist, bei der anderen nicht.

Bei der ersten **Unterordnung**, den ***† Dendroidea,*** die vom Mitteldevon bis Oberkambrium verbreitet ist, sind Knospungszellen, große Zellen wohl für die Nährpolypen und daneben ganz kleine für Geschlechts- oder Wehrpolypen vorhanden. Sie bilden strauch- oder baumartige, häufig trichterförmige Stöcke, deren zahlreiche Äste öfters durch Querfäden verbunden sind. In der Regel erheben sie sich mit einem dicken Stamm auf einer Haftscheibe (Fig. 83 *B*), selten scheinen sie mit dem zarten *Nema* wahrscheinlich an Seetangen aufgehängt gewesen zu sein (Fig. 83 *A*).

Die formenreichere **Unterordnung** der ***† Axonolipa,*** die auf das Untersilur und oberste Kambrium beschränkt sind, umfaßt meistens dichotom und oft mehrfach vergabelte Rhabdosome, deren Zellen mit der *Sicula* gleichgerichtet und in der Regel gleichartig gestaltet und schräg zur Längsachse dicht aneinander gereiht sind (Fig. 84 u. 85). Der Divergenzwinkel der Äste wechselt sehr, manchmal sind sie sogar rückgebogen. Auch der aus vier Zellreihen bestehende, unverästelte † *Phyllograptus* (Fig. 86) wird hierher gerechnet. Wie bei allen † *Graptoloidea* fand man nie an Fremdkörpern aufgewachsene Rhabdosome, sondern sie scheinen mit ihrem *Nema* wohl an Seetangen aufgehängt gewesen zu sein.



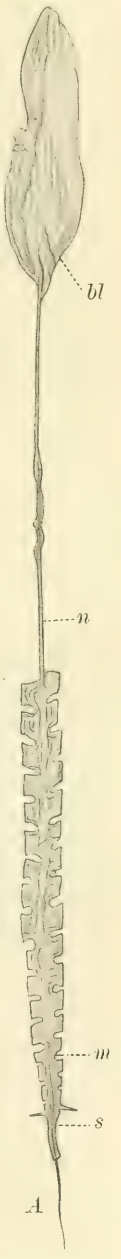


Fig. 87.

A † *Climacograptus parvus Hall* (*U. O.* † *Axonophora*).
Untersilur (Normanskill-Schiefer), New York (kombiniert aus Rüdemann 1908).
Vollständiges plattgedrücktes Rhabdosom $^{3,5}/_{1}$, *s Sicula* mit *Virgula*, *m* Zellmündung, *n* Nema, *bl* Schwimmblase.

B † *Climacograptus kuckersianus Holm.*
Untersilur, Estland (aus Wiman 1895).
Unterende $^{32}/_{1}$, *s* Mündung der *Sicula*, 1 erste, 2 zweite Theka, *m* deren Mündung.

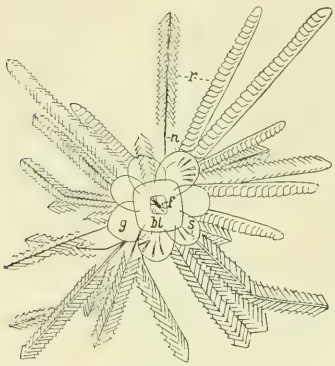


Fig. 88. † *Diplograptus pristis Hall* (*U. O.* † *Axonophora*).
Untersilur (Utica-Schiefer), Dodgeville, New York (aus Rüdemann 1894).
Flach gepreßte Kolonie von oben $^2/_3$. *bl* Schwimmblase, darunter hohler in einer Blase (Zentralscheibe) eingeschlossener Strang *f* (*Funiculus*), von dem die zweizeiligen Rhabdosome *r* an ihren Nemas *n* herabhängen, um ihn runde Kapseln *g* (Gonangien), in welchen *Siculae s* entstehen.

Die **Unterordnung** der † ***Axonophora*** endlich, welche vom Unterdevon bis zum mittleren Untersilur verbreitet ist, wird durch den Besitz der stabförmigen *Virgula* charakterisiert, welche in der Wand der *Sicula* beginnt und im Nema entlangzieht, sowie dadurch, daß die Zellen umgekehrt wie die *Sicula* gerichtet sind und in dieser Richtung der *Virgula* und dem *Nema* entlang in einer oder in zwei gegenständigen Reihen sich vermehren (Fig. 81, S. 73, und 87 *B*). Die Rhabdosome wachsen also hier ähnlich wie ein Laubblatt an der Basis weiter; sie sind manchmal gebogen, aber nicht verzweigt und scheinen meistens planktonisch gelebt zu haben. Denn öfters ist eine das Schweben erleichternde Platte oder Kapsel gefunden worden (Fig. 87 *A*), und bei † *Diplograptus* eine komplizierte Kolonie (Fig. 88), die in mancher Beziehung sich mit der von *Siphonophora* vergleichen läßt. Hier hängen nämlich eine Menge von Rhabdosomen an ihren *Nemas* von einer Zentralkapsel herab, die eine Schwimmblase trägt. Sie ist von Kapseln umgeben, in welchen *Siculae* sich bilden, und die deshalb als Brutkapseln (Gonangien) anzusehen sind.

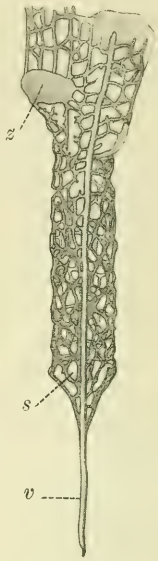


Fig. 89. † *Retiolites* († *Gothograptus Frech*) *nassa Holm* (*U. O.* † *Axonophora*).
Obersilur, Gotland (aus Wiman 1895).
Unterende des Rhabdosoms von der Virgulaseite, vergr. Maschenwerk des Skelettes, die dünne Haut selbst nicht erhalten. *s* Mündung des Anfangskanales(?*Sicula*), *v Virgula*, *z* Unterrand einer Zellmündung.

Bei der Familie der † *Retiolitidae* aber ist weder etwas Ähnliches noch eine typische *Sicula* nachgewiesen, und ihre zwei Zellreihen haben eine sehr zarte, durch ein Fasernetz verstärkte Wand (Fig. 89).

2. Klasse: Scyphozoa (Acalephae).

Die Polypenform der Quallen ist nicht erhaltungsfähig, wohl aber können unter besonders günstigen Umständen die Medusen, deren dicke Gallertschicht manchmal von knorpeliger Härte ist, in Abdrücken oder in Steinkernen ihres Gastralraumes bewahrt werden.

Die schirm- oder glockenförmigen planktonischen Meeresbewohner meist von ein halb bis mehreren dm Durchmesser sind nach der Vierzahl radiär gebaut und durch einen gekerbten Rand ausgezeichnet, der mindestens acht Sinneskörper oder Tentakeln trägt, aber keinen Randsaum *(Velum)* besitzt. Auf der Schirmunterseite ist eine dicke Ringmuskelmasse vorhanden, deren Kontraktionen den Tieren ein stoßweises Schwimmen ermöglichen, und in der Mitte die kreuzförmige Mundöffnung, die oft mit Fangarmen besetzt ist. Sie führt in den Magenraum, der häufig in vier Zipfel ausgezogen ist und an dem sich die Geschlechtsorgane befinden.

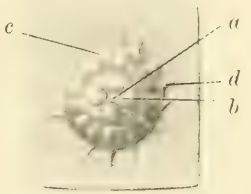


Fig. 90. † *Paraphyllites distinctus Maas* (*Scyphozoa, O. Coronatae*). Oberster Jura (Lithographie-Schiefer), Solnhofen, Franken (aus O. Maas 1906). Abdruck $^1/_1$, *a* Magen mit vier Radien, *b* Genitaltaschen, *c* Pedalfelder, *d* Tentakeln.

Deutliche Abdrücke fand man bisher nur im obersten Jura von Eichstädt in Franken und zwar meistens von Angehörigen der **Ordnung *Discomedusae***, scheibenförmige, oft stattliche Quallen mit acht Sinneskolben am Rand, die gegen die rezenten nichts Besonderes bieten, aber sich schwerlich in die rezenten Familien einreihen lassen.

Die becherförmigen *Stauromedusae*, deren ungelappter Rand keine Sinneskolben trägt, und die viereckigen Schirme der *Cubomedusae* mit nur vier Sinneskolben sind fossil noch nicht nachgewiesen, und von den ***Coronatae*** mit vier-, acht- oder mehr Sinneskolben und mit einer Ringfurche, die den gelappten Rand des glockenförmigen Schirmes abgrenzt, kommen nur ganz vereinzelte bei Eichstädt vor (Fig. 90).

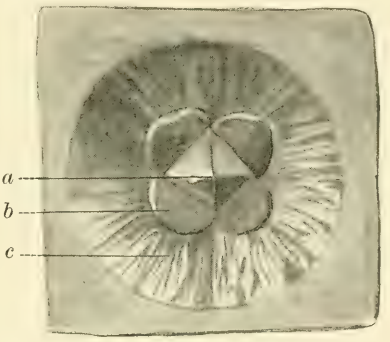


Fig. 91. † *Medusites Lindströmi Nathorst* (1894) (*Scyphozoa*, Ordn. unbestimmt). Unterkambrium (Eophyton-Sandstein), Lugnås, Westgotland. Abdruck $^1/_2$, *a* vierstrahlige Mundöffnung, *b* ? Genitaltaschen, *c* Randzone.

Die wenigen, meist achtteiligen Abdrücke in der untersten Kreide Mährens, im Perm, Devon und Silur Europas und die zahlreichen Abdrücke und Steinkerne im Kambrium von Gothland und Alabama erlauben fast alle höchstens eine Bestimmung als Reste von *Scyphomedusae* (Fig. 91).

3. Klasse: Anthozoa.

Die Polypen, die zylindrisch oder tütenförmig und wenige mm bis einige dm groß sind und ausschließlich das Meer und zwar allermeist festsitzend bewohnen, unterscheiden sich von den Hydroidpolypen vor allem durch den Besitz eines Schlundrohrs und radialer Scheidewände (Fleischsepten, Mesenterien). Deren Zahl und Anordnung ist für die einzelnen Gruppen charakteristisch, und an ihrer Struktur sowie an der in der Sagittalrichtung meist gestreckten Mundöffnung ist trotz des hauptsächlich radiären Baues der Tiere eine zweiseitige Symmetrie erkennbar (Fig. 103, S. 85).

Außer der geschlechtlichen Fortpflanzung, bei welcher frei schwimmende Larven entstehen, kommt meistens eine Teilung oder Knospung vor und durch unvollständige Ablösung der so gebildeten Individuen, die fast nur bei den *Pennatulacea* dimorph sind, eine ausgiebige Stockbildung. Dabei verbindet vielfach eine gemeinsame Masse von Weichteilen, das Cönosark, in der Regel von einem Kanalnetz durchzogen, die einzelnen Polypen.

Nicht selten entstehen Kalkkörperchen (*Spiculae* aus Aragonit) im Mesoderm, häufiger aber werden winzige radialfaserige Aragonitkörner (Skleriten) vom Ektoderm ausgeschieden, oder dieses sondert kutikular eine kalkige dichte Deckschicht (Epithek) oder eine hornige, fossil nicht erhaltungsfähige Substanz ab.

Das Kalkskelett umhüllt bald die Polypen wenigstens teilweise (Rindenskelett), bald bildet es ebenso wie das Hornskelett eine ganz vom Cönosark umschlossene Achse als Stütze des Polypenstockes. Die zwei, vor allem nach dem Bau der Polypen unterschiedenen Unterklassen *Alcyonaria* und *Zoantharia* verhalten sich übrigens in der Skelettbildung in der Hauptsache ziemlich verschieden.

1. Unterklasse: Alcyonaria (Octocorallia).

Die wenige Millimeter großen Polypen besitzen nur acht gefiederte Tentakeln und acht Fleischsepten und bilden durch Knospung von verbindenden Cönosarkröhren aus fast stets Stöcke, oft unter reicher Cönosarkentwicklung.

Meistens entstehen in ursprünglich ektodermalen Mesodermzellen der Polypen und des Cönosarks knorrige *Spiculae* oder hornige Gebilde, oder Kalk- und Hornsubstanz wird schichtweise zur Bildung eines Achsenskeletts abgesondert, nur bei *Heliopora* fügen sich die vom Ektoderm abgeschiedenen Skleriten wie bei den Steinkorallen (siehe S. 84ff.) zusammen.

Vor allem nach ihrer Skelettausbildung zerfallen die *Alcyonaria*, die gewöhnlich in einzelnen, sehr oft verästelten Stöcken in tieferem Meerwasser leben, in die Ordnungen *Alcyonoidea* und *Helioporacea*.

1. Ordnung: Alcyonoidea.

In der umfangreichen Ordnung enthält das Mesoderm allermeistens Kalkspiculae, die oft zu einem festen Skelett verschmelzen, und häufig wird auch eine hornige Achse gebildet.

Fig. 92. ?*Nephthya*† *cretacea Pocta* (1885) (*U. O. Alcyonacea*). Obere Kreide (Turon, Teplitzer Schichten), Nordböhmen. *Spicula* $^{16,5}/_{1}$.

Bei der **Unterordnung *Alcyonacea,*** welche auch Einzelindividuen sowie einfache Stöcke mit äußerer horniger Hülle umfaßt, kommen von fossil erhaltungsfähigen Gebilden nur isolierte *Spiculae* im Mesoderm vor, die sehr selten, z. B. in der oberen Kreide und im Lias Mitteleuropas nachgewiesen, aber kaum genau bestimmbar sind (Fig. 92).

Fig. 93. † *Moltkia Isis Steenstr.* (*U. O. Gorgonacea*). Oberste Kreide, Annetorp Schonen, Südschweden (aus Hennig 1899). Kalkglied $^{1}/_{1}$, *a* Grenzflächen für die Hornscheiben, *b* nur an jungen Stöcken vorhandene Gruben, wohl für die Basis der Polypen.

Bei den ästigen Stöcken der **Unterordnung *Gorgonacea*** ist aber eine verästelte Achse vorhanden, die bald rein hornig oder hornigkalkig ist, bald aus längsgestreiften und konzentrisch geschichteten, völlig verkalkten Internodien und kurzen unverkalkten Horngliedern (Nodien), bald ganz aus verkitteten *Spiculae* besteht. Seltene Reste der letzten Art, Verwandte der Edelkoralle *Corallium*, lassen sich bis in die Kreide zurück verfolgen, ebenso aber auch die Kalkglieder (Internodien) von *Isis* und Verwandten (Fig. 93).

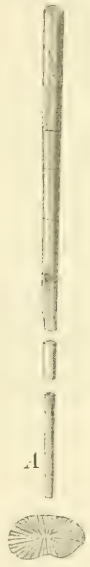


Fig. 94. †*Graphularia desertorum Zittel* (*U. O. Pennatulacea*). Untereocän (libysche Stufe), Oase Farafreh, libysche Wüste (aus Pratz 1883). *A* Rekonstruierte Kalkachse $^{2}/_{3}$, *B* Querschnitt vergr.

Im Gegensatz zu den festgewachsenen Stöcken dieser Unterordnungen stecken die der **Unterordnung *Pennatulacea*** nur locker mit ihrer polypenfreien Basis im Schlamm. Sie enthalten in der Kreuzungsstelle der Septen ihrer vier Achsenlängskanäle fast ausnahmslos einen einfachen schlanken Achsenstab, der hornigkalkig und im Querschnitt radialfaserig ist. Bruchstücke davon, die leicht mit solchen von kleinen und schlanken

† *Belemniten*-Rostren (siehe S. 252) verwechselt werden, finden sich selten im Tertiär und in der Kreide (Fig. 94).

Die auf das Seichtwasser des indopazifischen und roten Meeres beschränkten wenigen **Tubiporacea** endlich sind bis kopfgroße Stöcke zylindrischer frei und annähernd parallel aufsteigender Polypen, die nur in Abständen durch Platten horizontaler Röhrenbündel verbunden sind, von welchen aus neue Polypen entstehen. Ihr Mesoderm ist so von *Spiculae* erfüllt, daß poröse, durch Querplatten verbundene Röhren stehen bleiben, wenn die lebende Substanz unten abstirbt und durch ebene bis tief konkave Böden *(Tabulae)* von dem weiterwachsenden oberen Teile abgetrennt wird. Auffälligerweise sind solche ziemlich feste Stöcke fossil noch unbekannt.

2. Ordnung: Helioporacea.

Die einzige, an Korallenriffen des indoaustralischen Archipels lebende *Heliopora*-Art bildet lappige kleine Stöcke, deren einfache Polypen in der Mitte ihrer Höhe von einem dichten horizontalen Cönosarkröhrennetz verbunden sind, von welchem sehr viele dünne

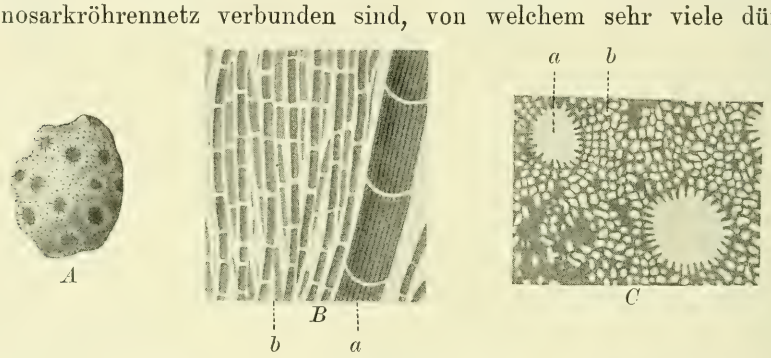


Fig. 95.

A † *Polytremacis macrostoma Reuss* (1854) (*O. Helioporacea*).
Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut. Stock $^1/_1$.

B † *Polytremacis blainvilleana d'Orb.*
Ebendaher. Vertikalschliff vergr., *a* Polypenröhre mit Pseudosepten und Böden, *b* Cönenchymröhren mit mehr Böden.

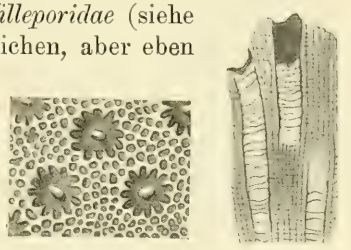
C Polytremacis macrostoma Reuss.
Ebendaher (aus Felix 1903). Horizontalschliff vergr., *a* Polypen, *b* Cönenchymröhren.

Blindsäcke parallel nach unten ragen. An ihnen und am unteren Teil der Polypen scheidet eine oberflächliche Zellschicht das Kalkskelett aus. Es besteht aus ungefähr parallelen, sehr feinen Cönenchymröhren für die Blindsäcke, die sich durch Einschaltung neuer vermehren (Zwischenknospung), und dazwischen aus größeren Polypenröhren, die bis 15 Radiärsepten-artige Längsleisten enthalten, Reste

der Wände derjenigen Cönenchymröhren, durch deren Vereinigung die Polypenröhren entstehen. Beide Röhrenarten sind mit Querböden versehen, und ihre Wand besteht wie bei den Steinkorallen aus verschmolzenen vertikalen faserigen Kalkbälkchen, streckenweise ist sie aber auch durch eine innere sekundäre Kalkdeckschicht verstärkt.

Solche Stöcke, die in vielem den *Milleporidae* (siehe S. 69!), in anderem den Steinkorallen gleichen, aber eben von einfachen achtteiligen Polypen bewohnt werden, finden sich auch fossil im Alttertiär (Eocän) und in der oberen Kreide Europas und Südasiens, z. T. mit stärkeren „Pseudosepten" versehen (Fig. 95).

Durch zwölf konstante und oft starke (?) Pseudosepten und durch ein Cönenchym, dessen Röhren sich durch Teilung vermehren und manchmal durch ein blasiges oder aus dichtgedrängten Kalkstäbchen bestehendes Skelett ersetzt sind, unterscheiden sich die † *Heliolitidae* (Fig. 96). Ihre meistens massiven und bis 3 dm großen Stöcke wurden nur im Devon bis zum Untersilur aller Nordkontinente und Australiens, am häufigsten im Obersilur Europas gefunden. Sie werden mehrfach für Verwandte rezenter *Hexacorallia* gehalten, welchen sie in der Tat in vielem gleichen, sind also von höchst fraglicher Zugehörigkeit, noch mehr aber die ihnen in manchem ähnlichen und großenteils gleichaltrigen



A *B*

Fig. 96.

A † *Heliolites interstinctus L.* (*F.* † *Heliolitidae*).
Obersilur, Wisby, Gotland (aus Lindström 1899) Oberfläche $^4/_1$. In den Polypenröhren ein zentrales Säulchen.

B † *Heliolites bohemicus Wentzel* (1895).
Obersilur (Stufe *E* 2), Beraun, Böhmen. Längsschnitt $^5/_1$. Die mittlere Polypenröhre entsteht aus Cönenchymröhren, die rechte aber wird vom Cönenchym überwuchert.

†Tabulata.

Ihre Stöcke, die sich selten im Mesozoikum, dagegen sehr häufig und formenreich im Paläozoikum finden, gleichen zwar denen von *Tubipora* und *Heliopora*, stehen aber in der Struktur und z. T. auch zeitlich ihnen so fern, daß sie nur mit größtem Vorbehalt hier angereiht werden können, um so mehr als fraglich ist, ob sie eine wirklich einheitliche Gruppe darstellen und ob nicht manche zu *Hexacorallia* oder *Bryozoa* zu rechnen sind. Die oft mehrere dm großen Stöcke bestehen aus ungefähr parallelen Kalkröhren von rundlichem, ovalem oder eckigem Querschnitte, die manchmal dimorph, selten durch Cönenchym verbunden sind und bei verschiedenen Formen ein Lumen von größter Feinheit bis zu mehreren mm Durchmesser haben.

Sie vermehren sich durch Teilung (Fig. 101, S. 83) oder Zwischenknospung (Fig. 98) und scheinen stets wie die † *Heliolitidae* sich aus einem kegelförmigen Kelch, der dem Boden aufliegt und eine dichte septenlose Wand hat, zu entwickeln. In ihnen sind Querböden *(Tabulae)* häufig, wonach die Gruppe benannt ist, und oft sind Radiärsepten in wechselnder Zahl und Stärke vorhanden, häufig allerdings nur durch Längsleisten oder Dornenreihen vertreten. Die Röhrenwände, die sich oft nur aneinander anlegen *(Autothecalia)*, oft den sich berührenden Röhren gemeinsam sind *(Coenothecalia)*, bestehen nie aus Kalkspiculen, sondern sind einfach konzentrisch geschichtet, z. B. bei † *Syringopora*, oder lassen eine *Heliopora* ähnliche Struktur erkennen, wie bei karbonischen † *Chaetetes*. Sie sind nicht selten von Poren durchsetzt, und manchmal ist unten und seitlich an den Stöcken noch eine Deckschicht (Epithek) vorhanden.

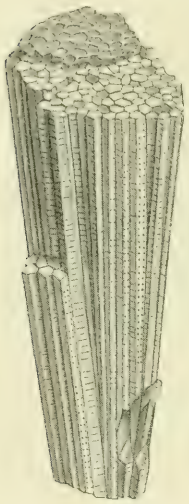


Fig. 97. † *Favosites gothlandica Lam.* (*F.* † *Favositidae*). Obersilur (Diluvialgeschiebe), Groningen, Holland (aus Römer 1876). Stück eines Stockes $^2/_3$, zeigt die Wandporen der Röhren, sowie die Zwischenknospung, und in aufgebrochenen Röhren die *Tabulae*.

Nach der Anordnung und dem Bau der Röhren unterscheidet man eine Zahl von Familien. Davon bilden die † *Favositidae* oft sehr stattliche Stöcke aus dichtgedrängten und meist sehr langen Röhren, welche sich durch Zwischenknospung vermehren. Ihre öfters verdickte Wand ist von Poren durchsetzt, und im Innern sind einfache Böden und meistens schwache Septen vorhanden (Fig. 97). Unter den in der obersten Kreide und der Trias Europas sowie im Perm Indiens nur ganz vereinzelten, im Karbon bis Silur aber häufigen und verbreiteten Formen sind die kleinen Stöcke von † *Pleurodictyum* des europäischen und nordamerikanischen Devons bemerkenswert, weil zwischen ihre kurzen Röhren stets eine gekrümmte Röhre, anscheinend eines symbiotischen Wurmes, eingeschlossen ist (Fig. 11, S. 12).

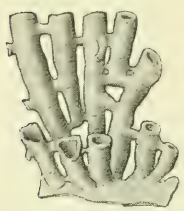


Fig. 98. † *Syringopora fascicularis L.* (*F.* † *Syringoporidae*). Obersilur, Gotland (aus Weißermel 1897). Stock seitlich $^{2,5}/_1$.

Von den übrigen Familien, die alle nur dichte Wände haben, sind die † *Syringoporidae*, welche in ihrer äußeren Form, in dem Besitz trichterförmiger Böden und in der Knospungsart *Tubipora* ähnlich sind, nur vom Karbon bis zum Silur häufig (Fig. 98), die † *Halysitidae*, deren im Querschnitt ovale, manchmal dimorphe und mit

zwölf Septen versehene Röhren sich so aneinanderreihen, daß sie im Querschnitt ein Netz von Ketten zu bilden scheinen, nur im Obersilur (Fig. 99). Im Gegensatz zu ihnen bilden die vom Karbon bis zum Silur verbreiteten † *Auloporidae* nur sehr kleine ästige Stöcke, deren Röhren wenig Böden enthalten und am Untergrund kriechen (Fig. 100).

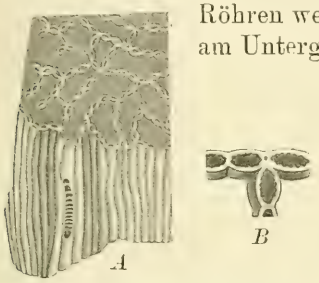


Fig. 99. † *Halysites catenularia Edw. et Haime* (*F.* † *Halysitidae*)

Obersilur, Dudley, England (aus F. Römer 1876).

A Teil eines Stockes schräg von oben $^{2}/_{3}$, *B* einige Röhrenmündungen, vergr. mit Pseudosepten und in der dichten Wand zwischen zwei Röhren enge Parallelröhre.

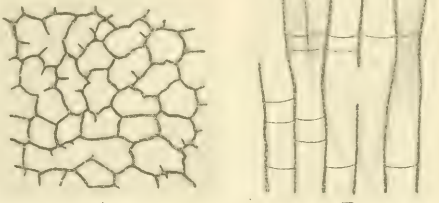


Fig. 101. † *Chaetetes Etheridgi Nich.* (1889) (*F.* † *Chaetetidae*).

Unterkarbon (Kohlenkalk), Westmoreland, England. *A* Querschliff $^{6,5}/_{1}$, zeigt die Vertikalleisten, die den Beginn der Röhrenteilung anzeigen, *B* Längsschliff $^{6,5}/_{1}$, mit weitabstehenden Böden und einer Röhrenteilung.

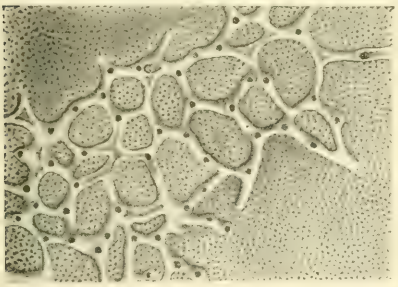


Fig. 100. † *Aulopora serpens Schloth.* (*F.* † *Auloporidae*).

Mitteldevon, Bensberg, Eifel (aus Quenstedt 1878).

Stock auf dem eines anderen Tabulaten kriechend, seine Röhren z.T. aufgespalten.

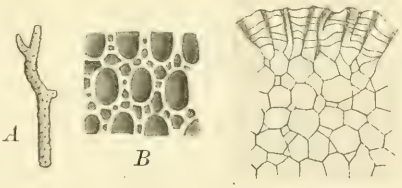


Fig. 102. † *Monticulipora* († *Heterotrypa*) *nodulosa Nich.* (1881) (*F.* † *Monticuliporidae*).

Mittelsilur (Cincinnati-Stufe), Ohio.

A Stück eines Stockes $^{1}/_{1}$, *B* Oberfläche $^{12}/_{1}$, *C* Querschnitt $^{12}/_{1}$, zeigt im axialen Teil die Querschnitte der eckigen dünnwandigen Längsröhren, im randlichen Teile schräge Längsschnitte mit verdickten Wänden und vielen Böden.

Vereinzelt in der Jura- und Triasformation Europas, häufig aber im Karbon finden sich die massiven Stöcke der † *Chaetetidae* (Fig. 101), deren sehr feine lange Röhren sich durch Teilung vermehren und gemeinsame Wände haben, und endlich in der Trias Ungarns und der Alpen, im Perm Indiens und häufig im Devon und besonders Silur die Familiengruppe der † *Monticuliporidae*, welche von manchen als † *Trepostomata* den cyclostomen Bryozoen angereiht wird. Die

feinen Röhren ihrer vielgestaltigen kleinen Stöcke vermehren sich durch Knospung und sind in der Regel insofern dimorph, als größere von verschieden vielen kleinen, die dichter stehende Böden haben, umgeben sind. Ihre Wände sind selten gemeinsam, meist berühren sie sich nur, tragen nie Septen und sind im Stockinnern, wo wenige Böden vorhanden sind, sehr dünn (Fig. 102 u. 20, S. 24).

2. Unterklasse: Zoantharia.

Von den *Octocorallia* unterscheiden sich die mannigfaltigen *Zoantharia* durch ihre ungefiederten, meist in einem Vielfachen von sechs angeordneten Tentakeln und den Mangel von Kalk-*Spiculae*. Von ihren Ordnungen, die vor allem nach der Ausbildung der Mesenterien unterschieden werden, sind die *Antipatharia* mit rein horniger Achse und die skelettlosen *Ceriantharia* und *Zoanthiniaria* fossil ganz unbekannt und ebenso von den *Hexactiniaria* die Unterordnungen der skelettlosen *Actiniaria* und *Edwardsiaria*. Es kommen also hier nur die allerdings außerordentlich formenreiche Unterordnung der *Madreporaria (= Hexacorallia)* und die eng sich anschließende der † *Rugosa (= † Tetracorallia)*, d h. die Steinkorallen in Betracht.

1. Unterordnung: Madreporaria (= Hexacorallia).

Bei den rezenten Steinkorallen sind die Mesenterien in sechszähligen Zyklen angeordnet, in die sich neue Fleischsepten stets paarweise einschalten, doch legen sich die zwölf erster Ordnung nacheinander zweiseitig symmetrisch an (Fig. 114*C*, S. 91), und es läßt sich auch später eine zweifache Symmetrie nach der Ebene der Mundspalte und senkrecht dazu erkennen (Fig. 103). Sowohl die Einzelpolypen als die Stöcke besitzen ein festes zusammenhängendes Rindenskelett aus kohlensaurem Kalk (Aragonit), das rein ektodermal in winzigen Körnchen oder Schüppchen ausgeschieden wird und als Ganzes den Kelch (*Corallum*) bildet. Ganz außen und unten wird eine sehr kleine Fußplatte mit seitlich sich anschließender Deckschicht (Epithek) abgelagert, welche das *Corallum* oder den ganzen Stock, wo er dem Boden nicht angeheftet ist, unten außen umkleidet, oft aber bei nah verwandten Formen unvollständig ist oder ganz fehlt (Fig. 109, S. 89).

Rücken die Tiere bei stärkerem Höhenwachstum nach oben, so werden die unteren, nicht mehr bewohnten Teile nicht selten durch einfache Böden *(Tabulae)* oder häufiger durch viele Querblättchen *(Dissepimenta = Traversa)* von den oberen abgeschlossen (Fig. 119, S. 92).

All diese Skelettelemente werden von der Unter- und Außenseite der Weichteile, d. h. einseitig, abgeschieden im Gegensatz zu den

übrigen, welche in tiefen Einfaltungen dieser Partien, also von mindestens zwei Seiten her sich bilden. Solche haben als sehr bezeichnende Struktur in ihrer Mittellinie Verkalkungszentren, die auf Schliffen als dunkle, seltener helle Punkte oder Linien (Primärstreifen) erscheinen, und davon nach zwei oder mehr Seiten ausstrahlende feine Nadelbüschel (Fig. 104 u. 106, S. 86 u. 87).

Die Zentren sind in meist schräg oder senkrecht aufsteigenden Reihen angeordnet, wodurch Bälkchen *(Trabeculae)* sich aufbauen, die

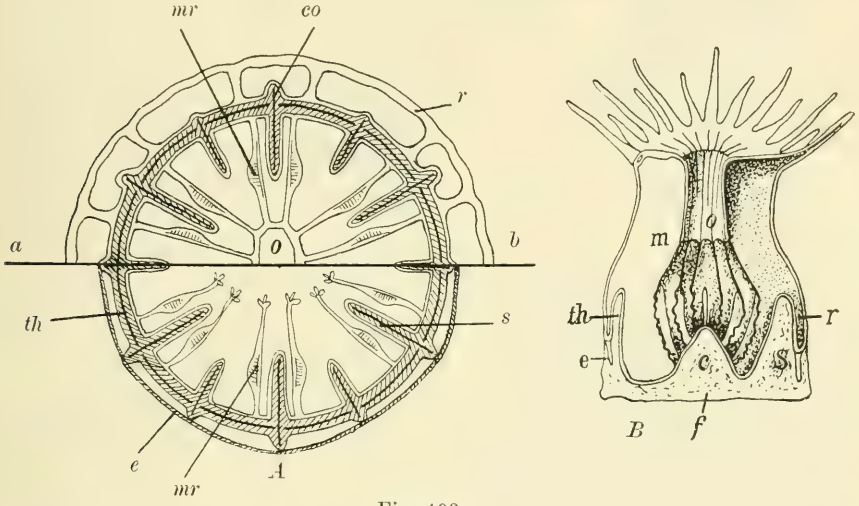


Fig 103.

A Schematischer Querschnitt eines Madreporariers (abgeändert aus R. Hertwig 1907) ober der Linie *a—b* durch das Schlundrohr, unterhalb von ihr basal geführt.

mr Richtungsmesenterien, die Symmetrieebene bezeichnend, *o* Schlundrohr, *r* Randplatte, *co* Rippen, *e* Epithek, *s* Kalksepten, *th* echte Theka, in letzteren die Verkalkungszentren als schwarze Striche.

B Schematischer Längsschnitt eines ausgestreckten Madreporariers (abgeändert aus Claus-Grobben 1905).

Links ist ein Mesenterium *m*, rechts in einer Mesenterialtasche ein Kalkseptum *s* getroffen. *c* Säulchen, *e* Epithek, *f* Fußplatte, *o* Schlundrohr, *r* Randplatte, *th* Mauer.

sich wiederum so aneinanderreihen, daß dichte oder poröse Lamellen entstehen, die sich senkrecht auf der Fußplatte erheben (Fig. 103, 104).

Davon sind am wichtigsten und stets vorhanden die radiär angeordneten Septen, die in den Fächern zwischen den Mesenterien liegen (Fig. 103). Der Verlauf ihrer meist fächerförmig oder horizontal angeordneten Trabekel ist oft an Körnerreihen oder Leisten der Septenseiten und deren Ende nicht selten an Zacken des freien Septaloberrandes angezeigt (Fig. 104 *A*). Letzterer, dem die Anwachslinien parallel laufen, ist in der Regel gegen die Mitte des *Corallum*

zu geneigt, so daß hier eine verschieden tiefe und weite Kelchgrube vorhanden ist, in welche die Hauptmasse der Weichteile jedes Individuums sich zurückziehen kann.

Die Regel ist, daß sich zuerst sechs oder zwölf Primärsepten anlegen, und daß bei weiterem Wachstum die jüngeren gesetzmäßig in sechszähligen resp. durch sechs teilbaren Zyklen immer kleiner bleibender Septen sich einschalten, und zwar streng radiär angeordnet,

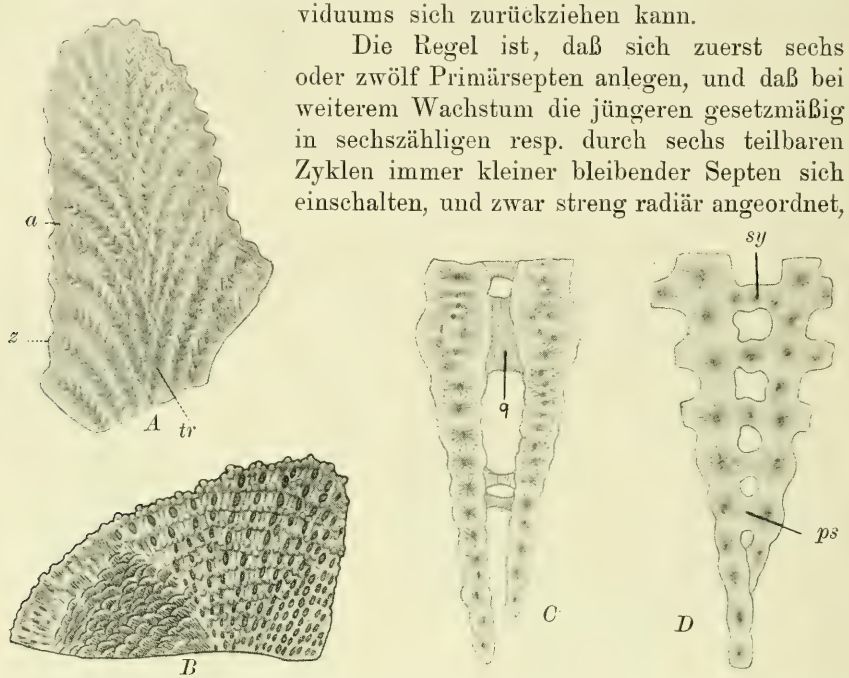


Fig. 104. Struktur von Septen der *Madreporaria*.

A Radialschliff eines dichten Septums, stark vergr., Zacke von *Mussa* (*Astraeidae*) rezent (aus Ogilvie 1896). *a* Anwachslinien dem freien Rand parallel, *tr* fächerförmig angeordnete Trabekeln mit Verkalkungszentren, ihr Ende entspricht je einer kleinen Randzacke *z*. *B* Seitenfläche eines porösen Septums, vergr., † *Cyclolites sp.* († *Thamnastraeidae*), obere Kreide, Europa (aus Pratz 1882). Die fächerförmig angeordneten Trabekeln sind nur durch ihre Verdickungen verbunden, links sind Querblättchen am Septum. *C* Horizontalschliff durch zwei Septen, die durch Querblättchen *q* verbunden sind, stark vergr. *D* Horizontalschliff durch zwei Septen, die durch echte, d. h. mit eigenen Verkalkungszentren versehene *sy* und durch falsche Querbälkchen ohne solche *ps* (Synaptikeln und Pseudosynaptikeln) verbunden sind (aus Ogilvie 1896).

in jedem Zyklus gleich groß und gleichzeitig in den gleichartig begrenzten Zwischenräumen der älteren Septen (Milne Edwards Gesetz, Fig. 105*B*).

Es gibt aber viele Ausnahmen, und öfters ist ein (oder zwei opponierte) Septum besonders groß, worin eine zweiseitige Symmetrie angedeutet ist (Fig. 110, S. 89!).

Oft verschmelzen manche Septen an den Innenenden oder es erhebt sich ein besonderes Säulchen *(Columella)*, häufig noch von Pfählchen umgeben, in der Kelchmitte (Fig. 105*B*, 103*B*, S. 85, u. 113, S. 90).

Eine äußere Begrenzung des Kelches ist meistens durch eine ringförmige Mauer gegeben, sei es daß in einer besonderen Ringfalte Verkalkungszentren wie in den Septen eine echte dichte oder poröse Mauer *(Theca)* erkennen lassen (Fig. 103, S. 85), oder daß nur eine falsche Mauer *(Pseudotheca)* gebildet wird, indem sich die Septen nahe an ihrem Außenende verdicken oder indem hier Querblättchen *(Dissepimenta)* oder auch Querbälkchen *(Synapticulae)*, die eigene Verkalkungszentren enthalten und die Septenseiten verbinden, sich anhäufen (Fig. 106). Manchmal ist übrigens noch eine Innenmauer da, welche durch Anhäufung von Querblättchen, die überhaupt besonders in der Randzone der Kelchgruben vorkommen, oder durch Septenverdickungen entsteht (Fig. 118, S. 92).

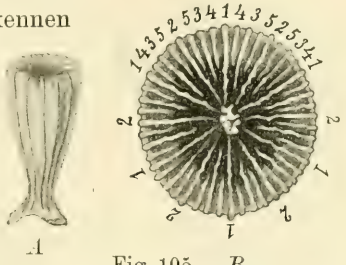


Fig. 105. *B* *Parasmilia †australis Milne Edwards et Haime* (1854) (*F. Turbinolidae*).
Oberste Kreide (Schreibkreide), England. *A* junges *Corallum* seitlich $^1/_1$, *B* Kelch von oben, etwas schematisiert und vergr. 1, 2—5 Septen erster, zweiter bis fünfter Ordnung.

Die Skeletteile, welche abgesehen von den Septen innerhalb der Mauer liegen, werden endothekale im Gegensatz zu den exothekalen genannt, die unter der sogenannten Randplatte der Polypenweichteile (Fig. 103, S. 85) bei Stöcken unter dem daraus hervorgehenden Cönosark entstehen. Von diesen bilden die oft vorhandenen Außenteile der Septen, die Rippen *(Costae)*, bei Stöcken eine Verbindung der Kelche, und zwischen ihnen finden sich Synaptikeln (Fig. 113, S. 90) oder Dissepimente (Costalcönenchym), oder letztere allein setzen ein blasiges Cönenchym zusammen, oder auch es bilden eng gestellte vertikale Trabekeln ein dichtes, oberflächlich stacheliges Cönenchym, was nur manchmal, besonders in den äußeren Teilen ästiger Stöcke vorkommt. Oft fehlt aber ein Cönenchym und die Kelchmauern stoßen direkt aneinander oder die einzelnen *Coralla* sind nur basal vereinigt.

Fig. 106. † *Phyllastraea lobata Reuss* (*F. Astraeidae*).
Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut (aus Felix 1903). Querschliff $^{12}/_1$. Pseudothek durch dicke Außenenden der Septen.

Die Stöcke, die nicht selten Hunderte von Individuen umfassen, entstehen dadurch, daß die geschlechtliche Fortpflanzung mit kurzem Schwärmstadium frei schwimmender Larven zurücktritt gegen eine Teilung oder Knospung, bei der in der Regel die Individuen sich nicht ganz trennen. Die Knospen entstehen teils außerhalb des Tentakelkranzes (Außenknospung) an der Seitenwand oder Basis oder vom Cönosark aus, teils innerhalb (Innenknospung), und letztere Art geht in die Teilung über. Bei ihr verlängert sich das *Corallum* und schnürt sich in der Mitte der Länge ein, oder zwei Septen verbinden sich zu einer trennenden Mauer (Fig. 107), oder auch Böden und Querblätter helfen eine solche bilden. Bei unvollkommener Teilung werden die Kelche kaum getrennt und sind dann öfters in mäandrischen Reihen angeordnet.

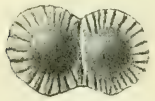


Fig. 107. † *Thecosmilia clathrata Emm.* (*F. Astraeidae*).
Oberste Trias (Kössener Schichten), Ruhpolding, Oberbayern (aus Frech 1890).
In Teilung begriffenes *Corallum* von oben $^3/_4$, nur wenige Septen sind deutlich erhalten.

Von der Art dieser ungeschlechtlichen Vermehrung und dem sehr wechselnden Verhältnis des Höhen- zum Breitenwachstum der Kelche, auch von der Entwicklung des Cönenchyms hängt die Stockform ab, die keine große systematische Bedeutung hat, da sie in hohem Maße durch äußere Umstände bedingt ist. Sind alle oder einige entstehende Individuen bis zur Basis getrennt, so werden die Stöcke ästig, wenn nicht, massiv (astäoidisch) oder krustenförmig.

Wohl infolge von Lichtbedürfnis finden sich auch oft Schirmformen, und vielleicht aus demselben Grunde sind die stockbildenden Korallen, die aus winzigen bis wenige Zentimeter großen Individuen bestehen, jetzt auf Tiefen von weniger als 40 m beschränkt. Sie finden sich wie die allergrößten Einzelkorallen in und unter der Brandungszone fast nur in reinem Meerwasser, das nicht unter 20° C. hat, während kleinere Einzelkorallen auch in das Kaltwasser und bis in die Tiefsee gehen.

Das System der sehr zahlreichen rezenten und fossilen Formen ist auf das Skelett begründet, liegt aber noch sehr im argen. Wie bei festsitzenden Tieren die Regel, herrscht eine außerordentliche Variabilität bei den Arten, die nach Details der Form, der Septenoberflächen usw. unterschieden werden. Das Verhalten der Epithek ist nur im kleinen brauchbar, auch das der Mauer nur manchmal zur Gruppentrennung, denn Formen mit echter oder falscher Mauer oder ohne Mauer *(Euthecalia, Pseudothecalia* und *Athecalia)* gehen öfters ineinander über, ja bei einem Genus, z. B. *Caryophyllia*, kann eine *Euthcca* und *Pseudotheca* vorhanden sein.

Wichtiger erscheint das Vorkommen von Säulchen und Pfählchen, die Septenzahl und das Vorherrschen von Synaptikeln oder von Böden und Querblättchen, auch das Fehlen oder die Ausbildung des Cönenchyms, und neuerdings hat sich der mikroskopische Aufbau, vor allem die Richtung der Trabekeln, als bedeutungsvoll erwiesen. Aber immer noch kann man die Familiengruppen am besten wie seit langem nach der Porosität der Mauer und z. T. auch der Septen in *Aporosa* und *Perforata* trennen, wozu als vermittelnde Gruppe die *Fungacea* kommen.

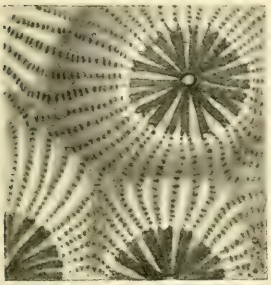


Fig. 108. † *Stylina punctata Koby* (1880) (*F. Stylinidae*).
Oberer Jura (Korallenkalk), Schweiz.
Stockoberfläche vergr. Im inneren Kelchteile nur große Hauptsepten, im äußeren sehr viele Querblättchen.

Fig. 109. † *Montlivaltia nattheimensis Milasch.* (*F. Astraeidae*).
Oberer Jura, Nattheim, Württemberg (aus Becker und Milaschewitsch 1876).
Corallum seitlich $^1/_2$. Epithek unvollständig in Ringen, Septen sehr zahlreich.

Von der sehr umfangreichen Familiengruppe der ***Aporosa*** sind z. B. die *Turbinolidae* Einzelkorallen mit vielen wohlentwickelten Septen und meist auch Säulchen und mit echter Mauer, oft auch mit Pfählchen und Epithek, aber nur manchmal mit wenig Querblättchen versehen (Fig. 105, S. 87). Sie sind sicher schon im Jura vertreten und ebenso auch stockbildende Familien, für die eine echte Mauer, dichtes Cönenchym und kleine, mit wenig Septen versehene Zellen bezeichnend sind, wie die *Oculinidae*, *Stylophoridae* usw. Die massiven Stöcke der *Stylinidae*, die durch den Besitz einer Innenmauer und eines Säulchens, auch zahlreicher Querblättchen sich auszeichnen, und wie die folgenden kein Cönenchym, aber meistens eine Pseudotheka haben (Fig. 108), sind sogar schon in der alpinen Trias häufig.

Fig. 110. † *Stylosmilia Kobyi Ogilvie* (1896) (*F. Amphiastraeidae*).
Oberster Jura, Stramberg, Mähren.
Querschliff $^{2,6}/_1$, zeigt die zweiseitig symmetrische Septenanordnung, die Querblättchen und Innenknospung.

Das gilt noch mehr von den *Astraeidae*, bei welchen neben wenigen Einzelkorallen (Fig. 109) alle möglichen Stockformen, darunter bis zum Jura auch mäandrische, vorkommen, und deren zahlreiche am Oberrand gezähnelte Septen unten durch Querblättchen verbunden sind (Fig. 104 *A*, S. 86, 106, S. 87, u. 107). In der Trias der Alpen schließen sich ihnen

wohl die † *Stylophyllidae* an, deren Septen in horizontale Stacheln zerteilt und unten durch Böden verbunden sind, und ihnen stehen viele Formen der auch schon dort vorkommenden *Amphiastraeidae* nahe, einer wohl etwas heterogenen Familie meist stockbildender Korallen. Für sie ist außer einer dichten und meist echten Mauer mit wohlentwickelter Epithek eine Vermehrung durch Innenknospung und vor allem eine schwache zweiseitige Symmetrie der Septen charakteristisch (Fig. 110), weshalb manche Angehörige, wie † *Pinacophyllum* der alpinen Trias zu † *Tetracorallia* gerechnet wurden.

Fig. 111. † *Cyclolites undulata Blainv.* (*F.* † *Thamnastraeidae*). Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut (aus Felix 1903). Einzelkoralle seitlich $^1/_2$.

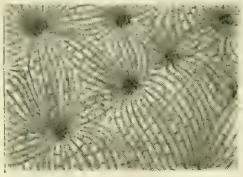


Fig. 112. † *Thamnastraea decipiens Michelin* (*F.* † *Thamnastraeidae*). Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut (aus Reuss 1854). Stockoberfläche vergr.

Die kleinere Familiengruppe der ***Fungacea*** deren zahlreiche und oft poröse Septen in der Regel fast nur durch Synaptikel verbunden sind, wenn auch öfters eine Pseudotheka und Epithek sich findet, umfaßt außer z. T. sehr großen Einzelkorallen niedere Stöcke mit manchmal recht kleinen Individuen. Sie ist wenigstens in Formen mit regelmäßig porösen Septen, den † *Thamnastraeidae*, im ganzen Mesozoikum häufig (Fig. 111, 112 u. 104 *B*, S. 86).

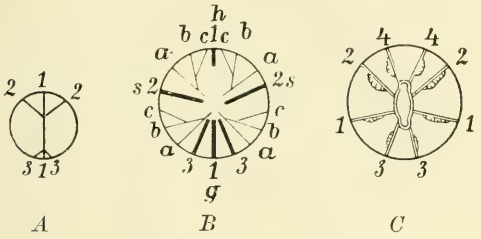
Fig. 113. † *Actinacis elegans Reuss* (*F. Poritidae*). Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut (aus Ogilvie 1896). Querschliff, vergr. *c Columella*, *s* Septen, *psth* Pseudothek durch Synaptikel gebildet, *cö* schwammiges Cönenchym.

Dagegen sind die wenigen Familien der ***Perforata***, deren echte oder falsche Mauer stets porös ist, nur bis in das jüngere Mesozoikum sicher nachgewiesen: die *Eupsammidae*, Einzelkorallen oder ästige Stöcke mit sehr vielen, manchmal etwas porösen Septen höchstens bis in den Jura und die *Madreporidae* und *Poritidae*, in deren Stöcken ein ganz poröses Cönenchym kleine Zellen mit meist nur wenigen Septen verbindet, sogar nur bis in die Kreide (Fig. 113). Bei ihnen sind die Septen nicht nur manchmal porös, sondern öfters bloß durch Dornenreihen vertreten, und da

zugleich auch Böden auftreten, ist eine Ähnlichkeit, aber wohl keine Verwandtschaft solcher Genera wie z. B. *Alveopora* mit gewissen † *Tabulata* († *Favositidae*, S. 82) vorhanden. Auch die Zugehörigkeit der wenigen † *Spongiomorphidae* der oberen Trias der Alpen, bei welchen Septen und Kelche nur sehr schwach entwickelt sind, und noch mehr die vereinzelter paläozoischer Gattungen mit poröser Mauer und Septen zu den *Perforata* ist noch ganz fraglich.

2. Unterordnung: † Rugosa (= † Tetracorallia).

Die paläozoischen Steinkorallen unterscheiden sich von den jüngeren ziemlich durchgreifend nur durch die Septenanordnung. Es scheinen nämlich bei ihnen sich zwar auch zuerst sechs Primärsepten anzulegen, aber paarweise in der Reihenfolge, welche Fig. 114 *A* angibt und welche der ersten Anlage der Mesenterien bei



A *B* *C*

Fig. 114.

Schema der Anlage der ersten Septen eines † Rugosen.

A die sechs Primärsepten paarweise nacheinander entstanden. *B* die ersten Sekundärsepten in der Reihenfolge *a*, *b* und *c* in vier Zwischenfächern neben den Seitensepten *s* entstanden, *g* Gegenseptum, *h* Hauptseptum (aus Caruthers 1906). *C* die acht ersten Mesenterien eines rezenten Madreporariers paarweise nacheinander entstanden (*Edwardsia*-Stadium).

Fig. 115. † *Streptelasma europaeum F. Römer* (1883) (*F.* † *Zaphrentidae*).

Diluvialgeschiebe, Schlesien, aus dem Untersilur Estlands. Einzelkorallum seitlich, von Epithek entblößt, $^2/_3$. *h* Hauptseptum, *s* Seitenseptum mit zweiseitig resp. einseitig fiederstelligen Sekundärsepten.

den rezenten *Hexactiniaria* ziemlich gut entspricht (Fig. 114 *C*), doch ist das dritte Septenpaar den ersten zwei offenbar nicht gleichwertig, und die weiteren Septen (Sekundärsepten) entstehen nicht zyklisch in allen sechs Zwischenräumen der Primärsepten, sondern nur in vier (Fig. 114 *B*), den zwei Haupt- und den zwei Gegenquadranten. So ergibt sich eine zweiseitige Symmetrie, indem in der Medianebene ein dorsales „Hauptseptum", zu dem die Sekundärsepten zweiseitig fiedrig stehen, und ein ihm opponiertes „Gegenseptum" vorhanden ist, während die zwei nächstalten Primär-

Fig. 116. † *Zaphrentis conulus Lindström* (1896) (*F.* † *Zaphrentidae*).

Kelch von oben $^3/_4$. Hauptseptum *h* in Grube, die Septen alternieren.

septen als unter sich gleiche „Seitensepten“ einseitig fiedrig Sekundärsepten tragen (Fig. 115, S. 91, Kunthsches Gesetz.)

Das Hauptseptum, welches bei gebogenen Einzelkorallen meist an der konvexen, manchmal aber bei derselben Art auch an der konkaven Seite

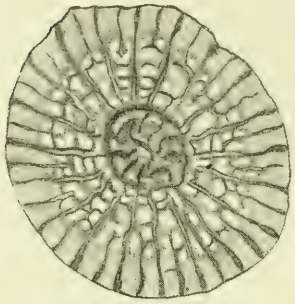


Fig. 117. † *Lonsdalia virgalensis Waagen und Wentzel* (1887) (*F.* † *Axophyllidae*).
Permokarbon (mittlerer *Productus*-Kalk), Salt Range, Indien.
Querschliff $^{11}/_{1}$. Die Primärstreifen der alternierenden radial angeordneten Septen reichen bis ganz außen in die Pseudotheka, viele Querblättchen, in der Mitte Säulchen.

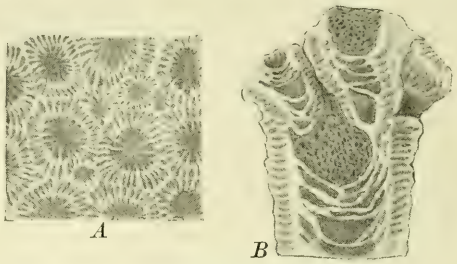


Fig. 118. † *Acervularia luxurians L.* (*F.* † *Cyathophyllidae*).
Obersilur, Gotland (aus v. Koch 1883).
A Querschliff durch einen massiven Stock mit jungen Kelchen $^{2}/_{3}$. Innerhalb der dichten Außenmauer bilden die alternierenden Radialsepten durch Verdickung eine Innenmauer. *B* Längsschliff durch ein Einzelkorallum mit zwei Innenknospen $^{1}/_{1}$. Im Kelchinnern Querböden, in der Außenzone zwischen den zwei Mauern Querblättchen.

sich befindet, ist übrigens oft klein und liegt dann häufig in einer Septalgrube (*Fossula*, Fig. 116). Bei vielen Einzelkorallen und bei den allermeisten Stockformen stellen sich aber die Septen bald radiär; die primären sind dann nur selten ausgezeichnet, jedoch ist ein Unterschied von typischen *Hexacorallia* darin erkennbar, daß die Septen nicht in ihrer Größe den Zyklen entsprechend sich abstufen, sondern daß größere und kleinere alternieren (Fig. 116 u. 117), oder alle ziemlich gleich stark sind (Fig. 119).

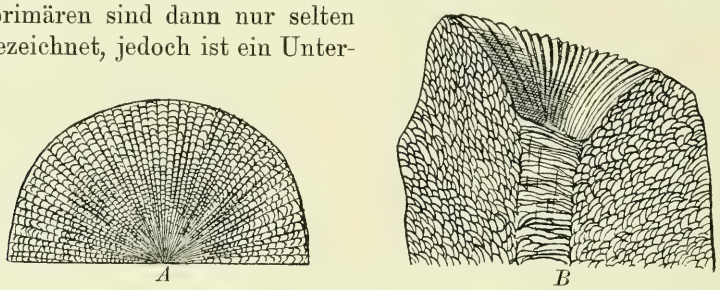
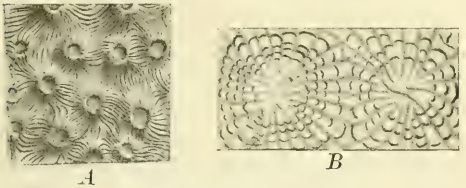


Fig. 119. † *Cyathophyllum anticostiense Billings* (*F.* † *Cyathophyllidae*).
Obersilur (Antikosti-Stufe), Antikosti-Insel, Kanada (aus Lambe 1901).
A Querschliff, *B* Längsschliff $^{1}/_{1}$. Sehr viele Radiärsepten, in Kelchmitte Böden, in der Randzone Querblättchen.

Die dichten Septen bestehen auch hier aus verschmolzenen Trabekeln, sie sind fast stets zahlreich und oft lang, manchmal aber nur durch Leisten oder sehr selten durch Dornenreihen vertreten und bilden fast immer eine dichte Pseudotheka mit ihren verdickten Außenenden (Fig. 117). Allermeist ist die Mauer noch von einer vollständigen Epithek überzogen, deren Längsrunzeln *(Rugae)* den Zwischenräumen der Septen, also nicht den Rippen der *Hexacorallia* entsprechen. In der Kelchmitte sind meist einfache Böden, in der Randzone Querblättchen (Dissepimente) vorhanden, oft aber ist das durch letztere gebildete blasige Gewebe stark entwickelt (Fig. 121). Manchmal findet sich übrigens auch eine durch Septenverdickungen oder Querblättchen gebildete Innenmauer oder ein zentrales Säulchen (Fig. 117 u. 118).

Einige, vor allem im Devon verbreitete Gattungen stockbildender und öfters mit einer Innenmauer versehene Formen haben bei nah verwandten Arten bald mit den Wänden zusammenstoßende *Coralla*, bald sind die



A *B*

Fig. 120. † *Phillipsastraea radiata Smith Woodward* (*F.* † *Cyathophyllidae*).
Unterkarbon (Kohlenkalk), England (aus Schäfer 1889). *A* Stock von oben $^3/_4$, *B* Querschliff $^3/_1$. Septen und Querblättchen, Mauer ganz rudimentär.

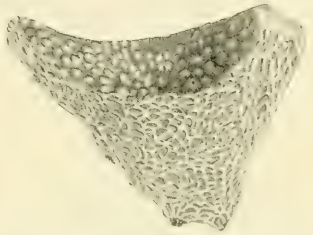


Fig. 121. †*Cystiphyllum siluriense Lonsd.* (*F.* † *Cystiphyllidae*).
Obersilur (Wenlock-Stufe), England (aus Milne Edwards und Haime 1858). Medianer Vertikalschnitt des Kelches $^2/_3$, zeigt die Oberfläche und den Durchschnitt des Blasengewebes.

Mauern rückgebildet, so daß die *Coralla* durch Septen mit Blasengewebe (Fig. 120) oder durch letzteres allein verbunden sind. Ein echtes Cönenchym fehlt aber.

Viele † *Rugosa* pflanzen sich offenbar nur geschlechtlich fort und kommen demnach nur als Einzelkorallen vor, andere haben aber auch Innen-, selten Seitenknospung und bilden so massive oder buschige Stöcke.

Vor allem nach der Ausbildung der Endothek kann man etwa ein halbes Dutzend Familien unterscheiden. Davon umfassen die vom Perm bis zum Untersilur verbreiteten † *Zaphrentidae* (Fig. 115 u. 116, S. 91) Einzelkorallen, deren bilaterale Septenanordnung besonders deutlich ist, und in deren kreisel- bis röhrenförmigen *Coralla* Böden, aber wenig Querblättchen entwickelt sind. Die † *Cyathaxonidae* aber, karbonische, wenige ältere und ein permisches Genus umfassend, sind Einzelkorallen mit radial angeordneten Septen und werden wegen des Mangels an Böden

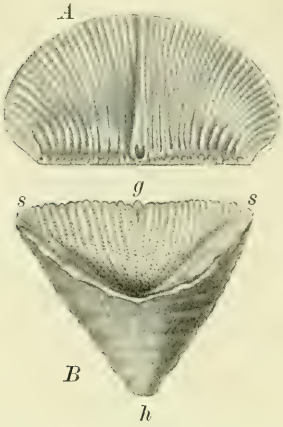


Fig. 122. † *Calceola sandalina Lam.* (*F.* † *Calceolidae*).
Mitteldevon, Deutschland (aus Kunth 1869).
A Deckel von unten, *B* Kelch von der Dorsalseite, *h* Hauptseptum, *g* Gegenseptum, *s* Seitensepta.

und Querblättchen vielfach allen anderen † *Rugosa* als † *Inexpleta* gegenübergestellt. Radiäre Septenstellung haben auch die formenreichen † *Cyathophyllidae* und † *Axophyllidae*, bei welchen blasiges Gewebe und Böden, bei letzteren auch ein Säulchen wohl entwickelt sind (Fig. 117 u. 119, S. 92). Zu ihnen gehören viele stockbildende Formen, darunter solche mit reduzierter Mauer, auch Genera mit einer Innenmauer (Fig. 118, S. 92, und 120).

Durch schwache Septenausbildung, aber ausnehmend starke Entwicklung des Blasengewebes zeichnen sich die wenigen Genera der † *Cystiphyllidae* aus, welche selten buschige Stöcke bilden (Fig. 121). Die merkwürdigen † *Calceolidae*, welche fast alle auf das Mittel- und Unterdevon Europas und Westasiens und das Obersilur beschränkt erscheinen, haben nur leistenförmige Septen und blasiges bis dichtes Gewebe in ihren tiefen Einzelkelchen, die zwei- oder vierkantig sind und mit einem oder mehreren Kalkdeckeln verschlossen werden können (Fig. 122 u. 25, S. 25). Die wenigen artenarmen Genera des Paläozoikums endlich, deren Wand und Septen porös sind, können nur als unsichere Angehörige der † *Rugosa* erwähnt werden, denn nur bei † *Calostylis Lindstr.* aus dem Obersilur Gotlands ist eine Fiederstellung der Septen nachgewiesen.

Fig. 123. † *Archaeocyathus aduncus Bornemann* (1886).
Kambrium, Mte. St. Gloria, Sardinien. Kelch seitlich $^1/_1$.

Anhang zu den Coelenterata.

† Archaeocyathida.

Im marinen älteren Kambrium von Südeuropa, Nordamerika, Sibirien und Südaustralien finden sich oft in großer Menge ungefähr trichterförmige Körper von einigen Zentimetern Größe mit porösem Kalkskelett, das aus zwei konzentrischen Wandschichten besteht, die durch zahlreiche, öfters unregelmäßige Radiärsepten verbunden sind (Fig. 123 und 124). Sie werden teils den Kalkschwämmen († *Sphinctozoa*), teils

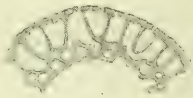


Fig. 124. † *Ethmophyllum Whitneyi Meek* († *Archaeocyathida*).
Kambrium, Nevada (aus Hinde 1889).
Querschliff der Wand, $^5/_1$.

porösen Hexakorallen angereiht, teils sogar Pflanzen *(Siphonea)*, sind also in ihrer Stellung ganz unsicher. Dasselbe gilt von den

Fig. 125. † *Sphaerospongia tesselata Phillips* († *Receptaculida*). Devon, Winnipegosis-See, Kanada (aus Whiteaves 1892). Rekonstruktion, nur oberster Teil unsicher, $^2/_3$.

† Receptaculida.

Es sind kugelige oder birnförmige Hohlkörper von höchstens 1 dm Größe mit doppelter kalkiger Wand, die aus Spiralreihen quinkunxial geordneter Elemente besteht (Fig. 125). Sie sind rhombische oder sechseckige Täfelchen, in deren Diagonalen innen vier mit spindelförmigen (?) Axenkörpern oder (?) Kanälen versehene Tangentialarme liegen. Von deren Schnittpunkt geht ein hohler Radialarm zentralwärts, dessen verdicktes Innenende mit den benachbarten zusammen die Innenwand bildet (Fig. 126 und 127). An der Basis beginnen die Tafeln in der Vier- oder Achtzahl, gegen den oberen Pol zu, der meistens zerstört ist, werden sie klein, eine Öffnung ist aber auch hier wohl nicht vorhanden.

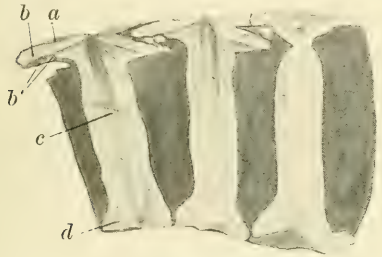


Fig. 126. † *Receptaculites Neptuni Defr.* († *Receptaculida*). Mitteldevon, Eifel (aus Rauff 1892). Meridionaler Querschliff der Wand $^3/_1$. *a* Täfelchen, *b* Tangentialarme mit Achsenspindeln, *c* hohler Radialarm, *d* dessen innere Verdickung.

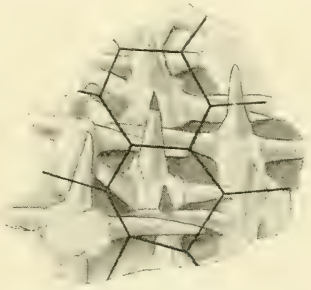


Fig. 127. † *Polygonosphaerites tesselatus Phillips* († *Receptaculida*). Mitteldevon, Nassau (aus Rauff 1892). Von innen gesehene Tangentialarme, die Umrisse der außen anliegenden Täfelchen sind eingezeichnet $^3/_1$.

Die im Karbon, vor allem aber vom Devon bis zum Untersilur Europas und Nordamerikas verbreiteten marinen Reste werden bald *Coelenterata* bald Kalkalgen *(Siphonea)* angereiht.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Cnidaria.

In den jetzigen Meeren, aber nicht im Süßwasser, spielen die *Cnidaria* überall eine große Rolle; da jedoch, abgesehen von den † *Graptolithi*, nur festsitzende marine Seichtwasserbewohner mit wohl

entwickeltem Kalkskelett fossil häufig sind, erhält man nur ein äußerst unvollkommenes Bild von ihrer Vergangenheit. Dazu kommt, daß auch die besterhaltenen Kalkskelette der *Cnidaria* nur zu oft recht wenig sichere Schlüsse auf die Weichteile und damit auf den Bau und die Stellung der betreffenden Tierform gestatten. So ist unsere Kenntnis unzweifelhafter fossiler *Hydrozoa* und *Alcyonaria* fast so dürftig als die der *Scyphozoa*, und nur die Steinkorallen lassen sich in ziemlich ununterbrochener Folge bis in das Untersilur zurückverfolgen. Nur im Paläozoikum spielen daneben fragliche Gruppen wie die † *Stromatoporidea*, † *Graptolithi*, † *Heliolitidae* und † *Tabulata* ganze Formationen hindurch eine große Rolle.

Während die rezenten Einzelkorallen, besonders gewisse *Turbinolidae* und *Eupsammidae*, ebenso ein Teil der *Hydrocorallina*, *Gorgonacea* und *Pennatulacea* in allen Tiefen und Breiten des Meeres in der Regel auf Schlammboden, wenn auch meist ursprünglich auf Fremdkörpern angeheftet, vorkommen, sind die Stockkorallen, wie übrigens auch die größten Einzelkorallen und *Millepora (Hydrocorallina)*, *Tubipora (Tubiporacea)* und *Heliopora (Helioporacea)* auf das Seichtwasser der Tropen beschränkt und die *Hydractinidae* sind wenigstens Seichtwasserbewohner. Erstere bilden in reinem Warmwasser häufig Korallenriffe, ursprünglich im Seichtwasser unregelmäßig verteilte Felsmassen oder Krusten und Saumriffe an Küsten. Bei allmählicher Senkung des Untergrundes können sie aber mehrere 100 m Mächtigkeit erlangen und zu Wall- oder Atollriffen mit mehr oder minder tiefen Lagunen werden.

An ihrem Aufbau nehmen jetzt vor allem *Madrepora*, *Porites*, *Fungia* und *Maeandrinen* von den *Hexacorallia*, daneben öfters auch *Millepora* von den *Hydrozoa* den erheblichsten Anteil, also vor allem *Cnidaria* mit ziemlich porösem Kalkskelett, aber auch *Lithothamnien*, *Foraminiferen* und *Serpulae* können mitbauen oder sogar die Hauptmasse bilden, und eine Unmenge anderer Tiere bewohnt sie. In den abgestorbenen Teilen wird die äußere Form der zarten Korallenskelette und ihre Struktur durch die Brandung, Organismentätigkeit und chemische Umsetzung (Auflösung des Aragonits, Dolomitisierung) in der Regel rasch zerstört, so daß die Erhaltungsbedingungen für die Riffbauer außer im Schlamm an der Basis und in der Lagune keine günstigen sind im Gegensatz zu denen der Einzelkorallen, deren Skelette leichter in feinen Schlamm eingebettet werden.

Die rezenten Korallenriffe sind fast nur im pazifischen, indischen, persischen, roten und karibischen Meer entwickelt, und dort findet man auch quartäre und jungtertiäre gehobene Riffe von ziemlich

gleicher Beschaffenheit, nur ist die Beteiligung der Arten zahlenmäßig eine etwas andere, und einige Stockkorallen sind auch im Jungtertiär Südeuropas, also relativ weit im Norden vorhanden.

Bis in das Obersilur kommen fossile Riffe, als meist stock- oder linsenförmige Kalk- oder Dolomitmassen vor, doch sind sie nie in Atollform nachgewiesen worden, und ihre geographische Verbreitung und Zusammensetzung weicht erheblich von der neuzeitlichen ab, wenn auch sehr viele Genera der *Cnidaria* ziemlich langlebig sind, so daß man noch in der oberen Kreide alle möglichen jetzt noch lebenden findet.

Im Jungtertiär weichen übrigens auch die nicht riffbauenden *Cnidaria* fast nur in den Arten von den jetzigen ab, außer daß in manchen Gegenden verkalkte *Hydractinidae* relativ stark entwickelt sind.

Im Alttertiär fand man Riffe nicht nur in West- und Ostindien sowie in Arabien, sondern auch am Nord- und Südrand der Alpen und Pyrenäen, sowie nicht allzu selten kleine Stöcke und Einzelkorallen auch in den Golfstaaten Nordamerikas, also im Gebiet des einst erdumspannenden Mittelmeers (Thetysozean). *Astraeidae* und *Fungidae* treten an den Riffen mehr hervor als jetzt, aber bei allen Korallen und den wenigen sonstigen *Cnidaria*, unter welchen das Vorkommen von *Milleporidae* und *Helioporidae* auch in Europa erwähnenswert ist, herrschen jetzt noch lebende Genera weitaus vor.

In der oberen Kreide finden sich Riffkorallen außer in Südeuropa, Kleinasien und Mexiko auch in Maastricht und Dänemark, wenn auch dort nur in sehr mäßiger Entwicklung; in der mittleren und unteren Kreide wies man jedoch die nördlichsten europäischen nur in Mittelfrankreich, den bayerischen Alpen, in der Bukowina und Krim nach.

Im oberen Jura wiederum sind sie noch besser als in der oberen Kreide entwickelt, einzelne sogar in Pommern; besonders reiche Riffe kommen in West-, Süd- und Mitteleuropa vor, aber auch in fernen Ländern wie am unteren Indus sind sie nicht selten, und daneben spielen im Mittelmeergebiet die † *Sphaeractinidae* eine gewisse Rolle. Dagegen sind im mittleren und unteren Jura die Riffkorallen bei weitem nicht so entwickelt, es finden sich hier die nördlichsten in England, der Normandie und Luxemburg; Einzelkorallen jedoch kennt man aus diesen Stufen besonders in Europa in relativ großer Zahl.

In der Trias endlich fand man Riff- und andere Korallen nur in den Alpen häufiger, und vielfach wird angenommen, daß mächtige Kalk- und Dolomitberge ursprünglich Riffe waren, die nur ihre Struktur verloren haben. In der alpinen Triasfazies kommen auch die † *Heterastridiidae* und einige † *Tabulata* lokal nicht selten vor, in der mitteleuropäischen (germanischen) fehlen aber *Cnidaria* fast ganz.

Reichen auch manche rezente Genera der *Cnidaria* bis in das jüngere Mesozoikum, so sind hier doch erhebliche Unterschiede vorhanden. Außer vereinzelten ausgestorbenen Genera, die sich an *Tubulariae*, † *Stromatoporidea* und † *Tabulata* anschließen, herrschen die *Hexacorallia*. Unter ihnen sind sichere *Porosa* und *Fungidae* nur in der Kreide häufig, vorher herrschen *Astraeidae*, *Stylinidae*, *Amphiastraeidae* und † *Thamnastraeidae*.

Viel fremdartiger noch erscheinen aber die Verhältnisse im Paläozoikum, und es fehlt bis jetzt eine ausreichende Verbindung mit dem Mesozoikum, da man im Perm Europas nur ganz wenige Einzelkorallen der † *Rugosa* und in dem Südasiens außer ihnen und verwandten Stockformen, sowie einigen † *Tabulata* nur die merkwürdigen † *Disjectoporidae* fand.

Anders ist es im Karbon, Devon und Obersilur, wo besonders in der Nordhemisphäre weit verbreitet, aber auch im Süden, z. B. im Mitteldevon Australiens, eine Menge von † *Rugosa*, † *Tabulata* und † *Stromatoporidea* vorkommt und häufig Riffe zusammensetzt, so in Europa besonders im Unterkarbon West- und Südwesteuropas, im Devon des westelbischen Preußens und Englands und im Obersilur Gotlands, wo auch † *Heliolitidae* zahlreich vertreten sind. Da nicht nur unter den Einzelkorallen, sondern auch in den Stöcken der † *Rugosa* ein stärkeres Höhenwachstum und damit eine Entwicklung von Böden sich häufiger findet als bei *Hexacorallia*, und die Stöcke der † *Heliolitidae* und † *Tabulata* ähnlich wachsen, andererseits die eigentümlichen † *Stromatoporidea* oft stark hervortreten, haben jene Riffe schon äußerlich ein anderes Gepräge. Noch im nördlichsten Asien und Nordamerika finden sich devonische und silurische Stöcke von † *Rugosa* und † *Tabulata*, und auch das Karbon des Ural und Timan ist reich an solchen, ihre Verbreitung ist also eine ganz andere als später. Aus dem Untersilur sind aber wirkliche Riffe kaum bekannt, wenn auch stockbildende † *Rugosa*, † *Stromatoporidea* und vor allem † *Tabulata* vorkommen, und aus dem Kambrium könnte man nur die in Kalksteinen der Nordhemisphäre manchmal sehr häufigen † *Archaeocyathida* hier erwähnen.

Daneben finden sich vom Karbon bis Silur die zahlreichen Einzelkorallen der † *Rugosa*, manchmal auch in der Nordhemisphäre die seltsamen und ganz fraglichen † *Receptaculida* und im Kambrium lokal nicht seltene Reste, die als solche von † *Scyphozoa* gedeutet werden. Nicht häufig, aber unverdrückt kommen endlich die † *Graptolithi* in Kalkgesteinen, massenhaft, jedoch plattgedrückt in meist schwärzlichen (kohlereichen) Schiefern vor. Sie finden sich vom Unterdevon

bis in das oberste Kambrium in Europa, Nord- und Südamerika, der Sahara und Australien, und zwar sind ihre Arten sehr weit verbreitet und geologisch kurzlebig, so daß sie als Leitfossilien schieferiger Fazies eine ausschlaggebende Rolle spielen.

Auch unter den *Tubulariae*, † *Stromatoporidea*, † *Tabulata* und Steinkorallen gibt es übrigens neben sehr langlebigen Genera nicht wenige, die in ihrem zeitlichen und z. T. auch örtlichen Vorkommen beschränkt erscheinen, so die † *Sphaeractinidae* und manche *Amphiastraeidae* auf den oberen Jura, die † *Heterastrididae* und † *Spongiomorphidae* auf die alpine Trias und die † *Disjectoporidae* und das † *Rugosen*-Genus † *Polycoelia* auf das Perm und besonders auch die meisten der so eigentümlich differenzierten † *Calceolidae* auf das Mitteldevon oder Obersilur Europas, sowie endlich die † *Halysitidae* auf das Obersilur der Nordhemisphäre und Australiens.

Von einem Einblick in die Stammesgeschichte der *Cnidaria* kann bei den dargelegten Verhältnissen natürlich keine Rede sein. Daß schon im älteren Silur so verschiedene Abteilungen wie † *Stromatoporidea*, † *Graptolithi*, † *Tabulata* und † *Rugosa* ziemlich formenreich vertreten sind, während man aus dem Kambrium nur † *Graptolithi* und † *Archaeocyathida* kennt, beweist nicht nur das hohe Alter des Unterstammes, sondern auch die völlige Unzulänglichkeit unserer Kenntnis über seine erste Entfaltung. Dann fehlt ein Anschluß an andere, speziell an rezente gut bekannte Gruppen bei den † *Graptolithi* und † *Archaeocyathida* ganz, und bei den † *Stromatoporidea*, † *Heliolitidae* und † *Tabulata* ist er vor allem infolge ungenügender Kenntnis der tertiären und mesozoischen Verwandten noch nicht zu beweisen. Noch dazu ist auch die Stellung der einzelnen Genera all dieser Gruppen zu einander vielfach keineswegs klargestellt, denn fast nur bei den † *Graptolithi* kann man von den Anfängen einer stammesgeschichtlichen Erkenntnis sprechen.

Sie treten im obersten Kambrium unvermittelt auf, erreichen schon im Untersilur den Höhepunkt ihrer Entwicklung und sterben bis zum Mitteldevon allmählich aus. Eine Verknüpfung ihrer drei Unterordnungen ist nicht möglich, denn einstweilen läßt sich nur feststellen, daß die † *Axonophora* zeitlich den † *Axonolipa* folgen, die † *Dendroidea* aber stets nebenher gehen. Zuerst sind fast nur reich verästelte Formen da, im Obersilur aber herrschen einfache Rhabdosome. Dies läßt sich auch im einzelnen verfolgen, indem bei den † *Dichograptidae* in mehreren Stammreihen zuerst Formen mit irregulärer starker Verästelung, dann mit regelmäßiger Astbildung und zuletzt solche mit wenigen symmetrisch angeordneten Ästen auftreten.

Die Zahl der Zellen eines Stockes wird aber hier doch kaum geringer, indem die wenigen Äste länger und dichter mit Zellen besetzt sind. Endlich haben die geologisch jüngeren † *Graptoloidea* komplizierter gestaltete Zellen, z. B. sind Mündungsstacheln häufiger; bei den † *Dendroidea* allerdings sind trimorphe Zellen schon im Oberkambrium vorhanden.

Erheblich besser steht es mit unserer Kenntnis des Entwicklungsganges der Steinkorallen, wenn auch ihr System zurzeit noch sehr im argen liegt und noch zu wenig genaue Untersuchungen über die Geschichte der einzelnen Formengruppen angestellt wurden, und wenn auch insbesondere viel zu wenige permische und untertriassische Vertreter bekannt sind.

Deshalb ist es jetzt nur möglich, in allgemeinen Zügen den wahrscheinlichen Zusammenhang klarzulegen. Daß die kambrischen † *Archaeocyathida* und wenige paläozoische Genera mit poröser Wand und Septen direkt mit den echten *Perforata* zusammenhängen, ist recht unwahrscheinlich, zum mindesten jetzt noch unbeweisbar, da vermittelnde Formen unbekannt sind. Auch ist noch nicht klarzustellen, wie sich die triassischen † *Thamnastraeidae* mit ihren porösen Septen ableiten lassen, obwohl ihre Ähnlichkeit mit *Astraeidae* auf diese hinweist. Die typischen *Fungidae* und *Perforata* sind aber offenbar ganz junge Gruppen, die erst jetzt ihren Höhepunkt erreichen, was Formenmenge, Häufigkeit und bei ersteren auch die Größe anlangt.

Im Untersilur treten Einzel- und Stockkorallen, deutlich bilaterale und radiäre Formen mit wohl entwickelten Septen und wenig Querblättchen und solche mit starkem Blasengewebe auf, aber das Vorherrschen von Einzelformen mit wohl entwickelten, nach dem Kunthschen Gesetze angeordneten Septen spricht doch für deren Ursprünglichkeit, und ebenso ist das Überwiegen einer gut ausgebildeten Epithek und einer dichten Wand bei fast allen paläozoischen Korallen bedeutungsvoll.

Bei vielen sieht man nun, wie die bilaterale Anordnung der Septen nur in mehr oder minder frühen Jugendstadien deutlich ist, und daß sie auch bei den *Amphiastraeidae*, die nur in der Trias und im Jura häufig sind, sich noch erkennen läßt, spricht für eine Ableitung der radiären Korallen von zweiseitig symmetrischen und der *Hexacorallia* von † *Rugosa*, die ihnen in den Skelettelementen und in deren feinen Struktur so völlig gleichen. Sind ja doch manche *Amphiastraeidae* des Jura und der Trias so gebaut, daß man sie direkt zu † *Rugosa* rechnen könnte, und sind andererseits mehrere paläozoische Korallen kaum von *Hexacorallia* zu trennen. Auch erscheinen die *Amphiastraeidae* mit den im Mesozoikum so vorherrschenden *Astraeidae* leicht in Verbindung zu bringen.

Von Korallen mit wohl entwickelten Septen mit oder ohne Böden und mit wenig Querblättchen zu solchen, bei welchen letztere immer mehr hervortreten, gibt es in verschiedenen Formengruppen der mittelpaläozoischen † *Rugosa* Übergänge; die † *Cystiphyllidae* sind also wohl eine sekundäre Gruppe, ebenso lassen sich die † *Calceolidae* durch gewisse silurische Formen mit † *Zaphrentidae* verknüpfen, und es ist erwähnenswert, daß deckelartige Organe sich auch bei rezenten *Hexacorallia* finden, die mit ihnen nicht direkt verwandt sind.

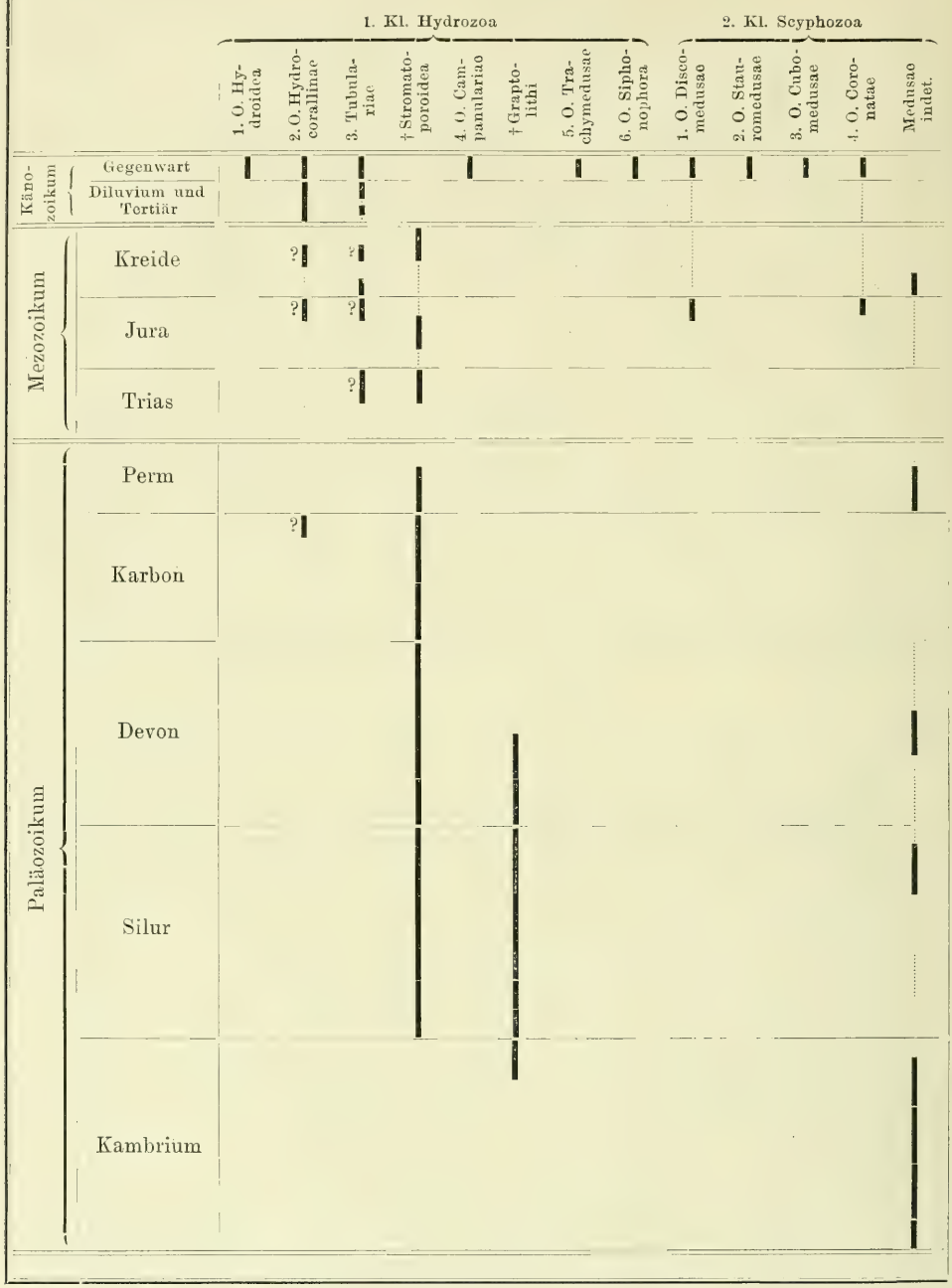
Bei silurischen, besonders aber bei devonischen und karbonischen dichten Stöcken kann man auch alle Stadien einer Wandrückbildung der *Coralla* verfolgen, aber zu einer Ausbildung echten Cönenchyms kommt es im Paläozoikum wohl nur ausnahmsweise und Stöcke mit scharf abgegrenzten Kelchen herrschen vor, jedoch viel mehr massive als verästelte. Erst im Mesozoikum werden Stöcke mit wohl ausgebildetem Cönenchym häufig, und erst in der Trias und dem älteren Jura treten die ältesten Stöcke auf, deren Kelche kaum getrennt sind, und solche mäandrischen Formen werden erst in känozoischen Riffen sehr wichtig. Daß eine stärkere Ausbildung der extracalycinalen Weichteile (Randplatte und Cönosark) erst spät eintritt, dafür sind übrigens auch die erst vom Mesozoikum an auftretenden und häufiger werdenden Einzelkorallen mit stärkeren Rippen statt der mit Epithek bekleideten ein Beweis.

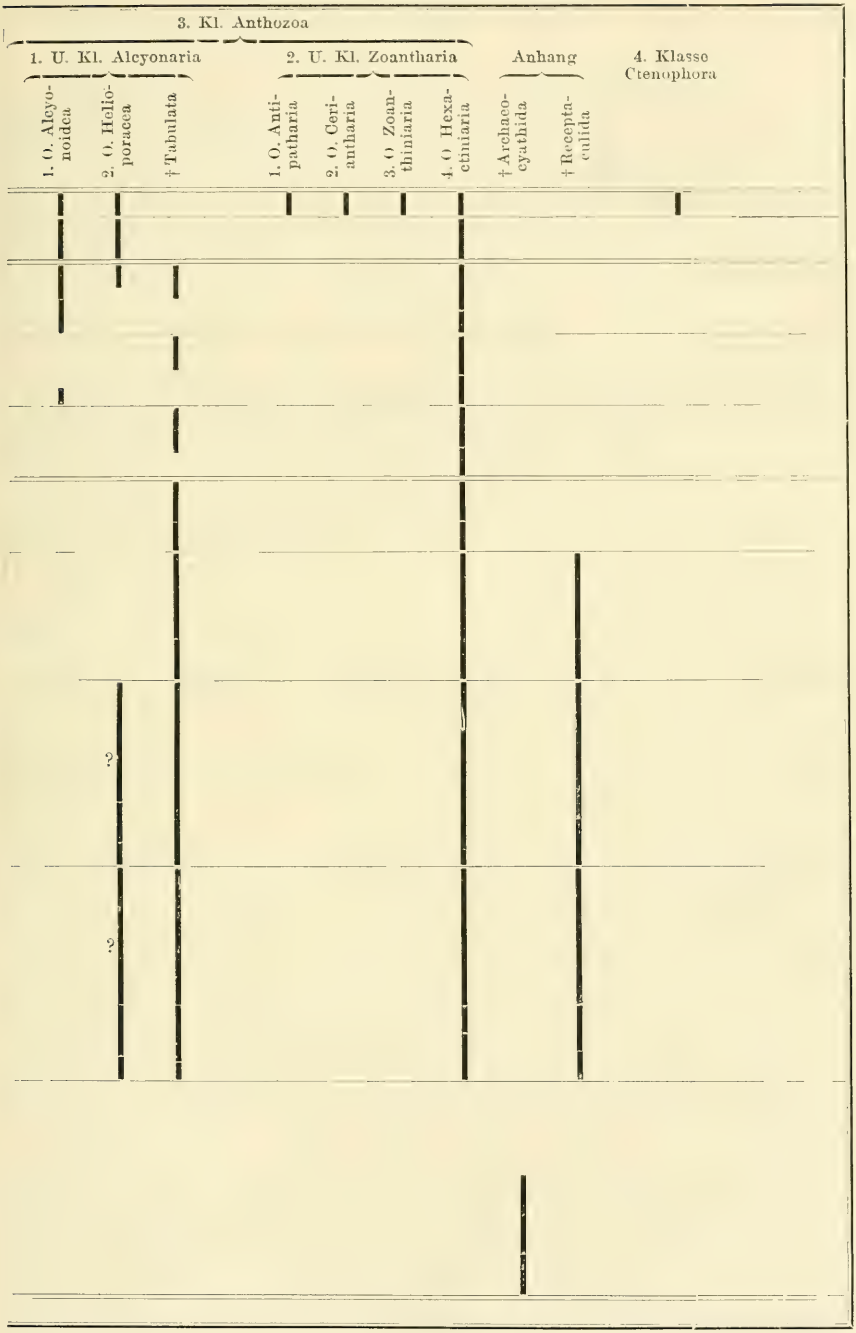
Erwähnenswert ist auch, daß bei den jüngeren Korallen ein innigerer Zusammenhang von Skelett und Weichteilen immer häufiger wird, indem erst vom Mesozoikum an immer häufiger Formen mit zahllosen Querverbindungen einerseits der vertikalen Weichteile durch die Poren des Skeletts und andererseits der Septen vermittels der Querbälkchen quer durch die Weichteile auftreten. Ferner wird die Struktur der Septen anscheinend erst vom Mesozoikum an eine mannigfaltigere und öfters kompliziertere.

Eine allgemein auftretende Gesetzmäßigkeit läßt sich endlich auch darin erkennen, daß die *Coralla* des Paläozoikums nur wenige mm bis 1 dm (Einzelkorallen im Obersilur und Devon) Durchmesser haben, und daß die größten Formen (*Fungacea*) erst spät auftreten, wie † *Cyclolites* († *Thamnastraeidae*) in der oberen Kreide und die größten *Fungia* mit 30 cm Durchmesser in den Tropen der Gegenwart.

Diagnosen der Cnidarier-Gruppen.

1. Klasse: ***Hydrozoa.*** Einfache sackförmige Polypen, bei Stockbildenden meistens mit hornigem, seltener kalkigem Periderm, rezent bis? oberstes Kambrium. Quallengeneration mit Schwimmsaum fossil unbekannt.


1. Kl. Hydrozoa
2. Kl. Scyphozoa
1. O. Hydroidea
2. O. Hydrocorallinae
3. Tubulariae
† Stromatoporoidea
4. O. Campanulariae
† Graptolithi
5. O. Trachymedusae
6. O. Siphonophora
1. O. Discomedusae
2. O. Stauromedusae
3. O. Cubomedusae
4. O. Coronatae
Medusae indet.
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium


3. Kl. Anthozoa
1. U. Kl. Alcyonaria
2. U. Kl. Zoantharia
Anhang
4. Klasse Ctenophora
1. O. Alcyonoidea
2. O. Heliporacea
† Tabulata
1. O. Antipatharia
2. O. Ceriantharia
3. O. Zoanthiniaria
4. O. Hexactiniaria
† Archaeocyathida
† Receptaculida
?
?

1. Ordnung: *Hydroidea.* Einfache Süßwasserpolypen ohne Periderm. Fossil unbekannt.
2. Ordnung: *Hydrocorallinae.* Marin, trimorph, stockbildend, mit verkalktem Periderm. Dieses mit zweierlei Röhren und dazwischen mit regellosem Kanalnetz. Rezent und Tertiär, ganz vereinzelte fragliche bis Oberkarbon.
3. Ordnung: *Tubulariae.* Marin, meist stockbildend, mit hornigem, sehr selten an der Basis verkalktem Periderm. Dieses besteht aus konzentrischen Lamellen und radialen Pfeilerchen. Rezent und Tertiär, fragliche im Mesozoikum.

Anhang zu Ordnung 2 und 3: † *Stromatoporidea.* Knollige oder fladenförmige Kalkskelette, in der Regel aus konzentrischen Lamellen mit verbindenden Pfeilerchen. Marin, vereinzelt in Mesozoikum, Perm und Untersilur, häufig im Oberkarbon bis Obersilur.

4. Ordnung: *Campanulariae.* Marin, zierliche Stöckchen, mit hornigem Periderm auch um die Polypen. Rezent, ? Diluvium.

Anhang zu Ordnung 4: † *Graptolithi.* Zierliche, wohl ursprünglich hornige Periderme, verästelt oder stabförmig, z. T. mit solidem Achsenstab. Embryonalzelle dütenförmig und daraus hervorsprossende meistens gleichartige röhren- oder becherförmige Zellen. Marin, im Mitteldevon bis Oberkambrium sehr häufig.

5. Ordnung: *Trachymedusae.* Quallen und 6. Ordnung *Siphonophora*, Quallenstöcke. Marin, fossil unbekannt.

2. Klasse: ***Scyphozoa.*** Quallen mit dicker Gallertschicht, gelapptem Rand ohne Schwimmsaum. Marin, planktonisch, rezent und im obersten Jura, fragliche bis Unterkambrium. Polypen fossil unbekannt.
   1. Ordnung: *Discomedusae.* Scheibenförmig mit acht randständigen Sinneskolben. Rezent und oberster Jura, Franken.
   2. Ordnung: *Stauromedusae* ohne Sinneskolben und 3. Ordnung *Cubomedusae* mit vier Sinneskolben. Fossil unbekannt.
   4. Ordnung: *Coronatae.* Mit 4, 8 oder 16 Sinneskolben und mit Ringfurche. Rezent, vereinzelt im obersten Jura, Franken.
3. Klasse: ***Anthozoa.*** Marine, meist stockbildende Polypen mit Schlundrohr und radialen Mesenterien, häufig mit Kalkskelett. Rezent bis Untersilur.

1. Unterklasse: *Alcyonaria.* Mit acht gefiederten Tentakeln und acht Mesenterien. Skelett sehr verschiedenartig, meist Kalk-*Spiculae.* Rezent bis Kreide, fragliche bis Untersilur.
   1. Ordnung: *Alcyonoidea.* Kalkkörperchen im Mesoderm und oft Stöcke mit horniger oder hornigkalkiger Achse. Rezent bis Kreide und im Lias.
   2. Ordnung: *Helioporacea.* Stöcke mit ektodermalem festem Kalkskelett aus verschmolzenen Trabekeln, die ungefähr parallele, mit Querböden versehene Röhren von zweierlei Art zusammensetzen. Größere Röhren mit Radiärsepten. Selten rezent bis obere Kreide, sehr fragliche häufig im Devon bis Untersilur.

   Anhang zu *Alcyonaria*: † *Tabulata.* Stöcke aus parallelen, meistens gleichartigen Kalkröhren, die Querböden und oft auch schwache Radiärsepten enthalten. Wand dicht oder mit Poren, einfach oder doppelt, nicht aus *Spiculae.* Selten im Mesozoikum und Perm, häufig im Karbon bis Untersilur.

2. Unterklasse: *Zoantharia.* Mit einfachen Tentakeln meist in Sechszahl. Ohne Kalk-*Spiculae.*

1. Ordnung: *Antipatharia* mit Hornachse, 2. Ordnung: *Ceriantharia* und 3. Ordnung: *Zoanthiniaria* ohne Skelett. Fossil unbekannt.
4. Ordnung: *Hexactiniaria*. Einzeln oder stockbildend, Mesenterienpaare in der Regel sechszählig radiär angeordnet. Viele mit ektodermalem Kalkskelett. Dieses dicht oder porös; radiäre oder zweiseitig symmetrisch angeordnete Septen und oft noch Ringwand aus verschmolzenen Trabekeln, häufig auch dichte Deckschicht und im Innern Querböden, Querblättchen- oder bälkchen, in Stöcken oft noch Cönenchym vorhanden. Rezent häufig bis Untersilur.

4. Klasse: ***Ctenophora.*** Gallertig, mit 8 meridionalen Ruderreihen. Nur rezent planktonisch.

Anhang zu *Coelenterata*:

1. † *Archaeocyathida.* Poröse, trichterförmige Kalkskelette, zwischen den zwei konzentrischen Wänden radiäre Septen. Marines Kambrium.
2. † *Receptaculida.* Kugelige bis birnförmige Hohlkörper mit doppelter Kalkwand aus quinkunxial angeordneten Elementen. Marin, Karbon bis Untersilur.

Literatur.

Neumayr, M.: Die Stämme des Tierreiches. S. 238 ff., Wien 1889.

Počta, Ph.: Bryozoaires, Hydrozoaires, Anthozoaires et Alcyonaires. In Barrande: Système silurien du centre de la Bohême. Bd. 8, T. 1, 2, Prag 1894 und 1902.

Römer, F. und Frech, Fr.: Lethaea palaeozoica, Bd. I, Stuttgart 1880 und 1897.

Waagen, W.: Productus limestone fossils (Salt Range fossils). Palaeontologia Indica Ser. 13, Bd. 1, S. 835 ff., Calcutta 1887.

Hydrozoa.

Canavari, M.: Idrozoi titoniani della regione mediterranea appartenenti alla famiglia delle Ellipsactinidi. Mem. R. Comit. geol. d'Italia, Bd. 4, Firenze 1893.

Douvillé, H.: Sur le genre Kerunia. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, Bd. 6, Paris 1906.

Nicholson, H. A.: A monograph of the british Stromatoporoids. Palaeontogr. Soc., London 1886, 1889, 1891, 1892.

Steinmann: Über triadische Hydrozoen vom östlichen Balkan. Sitz.-Ber. k. k. Akad. Wiss. math.-phys. Kl., Bd. 102, Wien 1893.

Vinassa de Regny: Studi sulle Idractinie fossili. Mem. R. Accad. Lincei, Ser. 3, Bd. 3, Roma 1899.

Wentzel, Jos.: Über fossile Hydrocorallinen. Lotos, N. F. Bd. 9, Prag 1888.

Graptolithi.

Elles, Wood and Lapworth: A monograph of british Graptolites. Palaeontogr. Soc., London 1901—1904, 1906, 1908 etc.

Holm, G.: Gotlands Graptoliter. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 16, Stockholm 1890.

Holm, G.: On Didymograptus, Tetragraptus and Phyllograptus. Geol. Magaz., Dec. 4, Bd. 2, London 1895.

Perner, J.: Études sur les Graptolites de la Bohême. In Barrande: Système silurien du Centre de la Bohême, Prag 1894, 1895, 1897, 1899.

Ruedemann, R.: Development and mode of growth of Diplograptus M'Coy. 14. annual Report of the State Geologist for 1894, Albany N. Y. 1895.

Ruedemann, R.: Graptolites of New York. Memoir of the New York State Mus. Nr. 7 und 11, Albany 1904 und 1908.
Schepotieff, Al.: Über die Stellung der Graptolithen im zoologischen System. N. Jahrb. f. Miner. 1895 II, Stuttgart 1905.
Wiman, C.: Über Dictyonema cavernosum n. sp. Bull. geol. Instit. Univ., Upsala 1897.
Wiman, C.: Über die Graptolithen. Ibidem, Upsala 1895.

Scyphozoa.

Maas, O.: Über Medusen aus dem Solnhofer Schiefer und der unteren Kreide der Karpathen. Palaeontogr., Bd. 48, Stuttgart 1902.
Walcott, Ch.: Fossil Medusae. Monogr. Un. St. geol. Surv., Bd. 30, Washington 1898.

Anthozoa.

Bourne, G. C.: Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa. Quart. Journ. microsc. Sci. Ser. 2, Bd. 41, London 1899.

A. Gesamtfaunen.

Kreide:

Felix, Joh.: Die Anthozoen der Gosauschichten in den Ostalpen. Palaeontogr. Bd. 49, Stuttgart 1903.

Trias:

Frech, Fr.: Die Korallenfauna der Trias, I. Teil. Palaeontogr. Bd. 37, Stuttgart 1890.

Devon:

Frech, Fr.: Die Korallenfauna des Oberdevons in Deutschland. Zeitschr. D. geol. Ges., Bd. 37, Berlin 1885.
Hall, J.: Corals and Bryozoa from the lower Helderberg, upper Helderberg and Hamilton groups. Geol. Surv. New York, Palaeont., Bd. 6, Albany N. Y. 1887.
Schlüter, Cl.: Anthozoen des rheinischen Mitteldevon. Abh. k. preuß. geol. Landesanst., Berlin 1889.

Silur:

Weißermel, W.: Die Korallen der Silurgeschiebe Ostpreußens usw. Zeitschr. D. geol. Ges., Bd. 46, Berlin 1894.

B. Alcyonaria.

Branco: Über einige neue Arten von Graphularia und über tertiäre Belemniten. Zeitschr. D. geol. Ges., Bd. 37, Berlin 1885.
Gregory, J. W.: Polytremacis and the ancestry of Helioporidae. Proc. zool. Soc., Bd. 66, London 1899.
Hasse, C.: Fossile Alcyonarien. Neue Jahrb. f. Miner., Stuttgart 1890 II.
Hennig, A.: Faunen i Skånes yngre Krita, III. Korallerna. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 24, Stockholm 1899.
Kiär, J.: Revision der mittelsilurischen Heliolitiden und neue Beiträge zur Stammesgeschichte derselben. Skrift Vid. Selsk. math. nat. Kl., Nr. 10, Christiania 1903.
Lindström, G.: Remarks on the Heliolitidae. K. Svenska. Vet. Akad. Handl., Bd. 32, Stockholm 1900.

C. Tabulata.

Nicholson, H. A.: On the structure and affinities of the genus Monticulipora and its subgenera Edinburgh 1881.

Sardeson, Fr. W.: Über die Beziehungen der fossilen Tabulaten zu den Alcyonariern. N. Jahrb. f. Miner., Beil. Bd. 10, Stuttgart 1896.
Ulrich, E. O. und Baßler: A revision of the palaeozoic Bryozoa, Part 2, Trepostomata [Monticulipora etc.], Smithson. miscell. Collect., Bd. 47, Washington 1904.
Vinassa de Regny: Trias-Tabulaten, Bryozoen und Hydrozoen aus dem Bakony. Res. wiss. Erf. Balaton See, Bd. 1, Pt. 1, Budapest 1901.
Weißermel, W.: Sind die Tabulaten die Vorläufer der Alcyonarier. Zeitschr. D. geol. Ges., Bd. 50, Berlin 1898.
Wentzel, J.: Zur Kenntnis der Zoantharia tabulata. Denkschr. k. k. Akad. Wiss. math.-phys. Cl., Bd. 62, Wien 1895.

D. Zoantharia.

Allgemeines.

Carruthers, R. G.: The primary septal plan of the Rugosa. Ann. Mag. nat. hist. Ser. 7, Bd. 18, London 1906.
Duncan, P. M.: A revision of the families and genera of sclerodermic Zoantharia or Madreporaria. Journ. Linn. Soc. Zool., Bd. 18, London 1884.
Koch, G. v.: Das Skelet der Steinkorallen. Festschr. f. K. Gegenbaur, Bd. 2, Leipzig 1896.
Koch, G. v.: Die ungeschlechtliche Vermehrung einiger palaeozoischer Korallen vergleichend betrachtet. Palaeontogr. Bd. 29, Cassel 1883.
Lambe, L.: A revision of the genera and species of Canadian palaeozoic Corals. Contrib. Canad. Palaeont. Bd. 4, Pt. 2, Ottawa 1901.
Lindström, G.: Om de palaeozoiska Formationernas operkelbärande Koraller. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 7, Stockholm 1882.
Ogilvie, M.: Microscopic and systematic study of Madreporarian types of Corals. Philos. Trans. R. Soc. Bd. 187, London 1896.
Pratz, E.: Über die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen mit hauptsächlicher Berücksichtigung ihrer Septalstruktur. Palaeontogr., Bd. 29, Cassel 1882.

Faunen.

Tertiär:

Vaughan, T. W.: Some fossil Corals from the elevated reefs of Curaçao, Arube and Bonaire. Samml. geol. Reichs-Mus., Ser. 2, Bd. 2, Leiden 1901.
Vaughan T. W.: The Eocene and lower Oligocene Coral faunas of the United States etc. Un. St. geol. Surv. Monogr. Bd. 39, Washington 1900.

Kreide:

Felix, s. S. 106.
Koby, F.: Monographie des Polypiers cretacés de la Suisse. Mém. Soc. pal. Suisse, Bd. 22—24, Genf 1896—98.

Jura:

Felix, Joh.: Die Anthozoenfauna des Glandarienkalkes. Beitr. Pal. Geol. Österr., Bd. 15, Wien 1903.
Gregory: The Corals in „the jurassic fauna of Cutch". Palaeont. Indica. Ser. 9, Bd. 2, Calcutta 1900.
Koby, F.: Monographie des Polypiers jurassiques de la Suisse. Mém. Soc. pal. Suisse, Bd. 7—16, Genf 1880—1894.
Koby, F.: Polypiers du Jurassique supérieur in „Fauna jurassique du Portugal". Comm. Serv. géol. Portugal, Lisbonne 1904/5.

Ogilvie, M.: Die Korallen der Stramberger Schichten. Palaeontogr. Suppl. 2, Abt. 1. Stuttgart 1896/97.

Trias:

Volz, W.: Die Korallenfauna der Schichten von St. Cassian in Südtirol. Palaeontogr. Bd. 43, Stuttgart 1896.

Perm:

Waagen, s. S. 105.

Karbon:

Stuckenberg, A.: Die Korallen und die Bryozoen der Steinkohlenablagerungen des Ural und des Timan. Mém. Com. géol. Bd. 10, Petersburg 1895.

Devon:

Frech, Fr.: Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des rheinischen Mitteldevon. Palaeont. Abh., Bd. 3, Berlin 1886.

Silur:

Weißermel, s. S. 106.

Anhang zu Coelenterata.

† Archaeocyatida:

Bornemann, J. G.: Die Versteinerungen des cambrischen Schichtensystems der Insel Sardinien. Nova Acta k. Leop. Carol. D. Akad., Bd. 51, Halle 1886.

Hinde, G. J.: On Archaeocyathus Billings and other genera etc. Quart. Journ. geol. Soc. Bd. 45, London 1889.

Toll, E. v.: Beiträge zur Kenntnis des sibirischen Cambriums. Mém. Acad. Imp. Sci., Ser. 8, Bd. 8, Petersburg 1899.

† Receptaculida:

Hinde, G. J.: On the structure and affinities of the family of the Receptaculida. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 40, London 1884.

Rauff, H.: Untersuchungen über die Organisation und systematische Stellung der Receptaculitiden. Abh. k. bayer. Akad. Wissensch., II. Cl., Bd. 17, München 1892.

III. Stamm: Vermes, Würmer.

Die für den Zoologen so außerordentlich wichtigen Würmer sind mangels fester Skelette leider nur ausnahmsweise gut erhalten. Deshalb kennt man den ganzen Unterstamm der ***Scolecida*** und von dem der ***Coelhelmintha*** die Klassen der *Chaetognathi*, *Nemathelminthes* und *Enteropneusta*, sowie die Unterklassen der *Annelida*, die *Archannelida*, *Gephyrea* und *Hirudinea* und eine Ordnung der *Chaetopoda* die *Oligochaeta* nicht oder fast nicht in fossilen Vertretern, denn beinahe nur im alttertiären baltischen Bernstein fanden sich einige bestimmbare Parasiten und Regenwürmer.

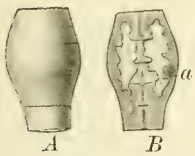


Fig. 128.

† *Millericrinus sp.* (*Crinoidea, O. Articulata, Apiocrinidae*). Oberer Jura (obere Oxford-Stufe), Schweiz (aus v. Graff 1885).

Angeschwollene Stielglieder mit Höhlung eines *Myzostomiden* (*Annelida, O. Myzostomaria*). *A* Außenseite, *B* Längsschliff. *a* Eingang zu der mit Gestein erfüllten Höhle.

Nur von der Unterklasse der ***Annelida chaetopoda***, der mit einer gegliederten Leibeshöhle, einem Strickleiternervensystem und mit Borsten versehenen zylindrischen Ringelwürmer, kennt man aus den Ordnungen der *Polychaeta* und *Myzostomaria* zahlreiche Reste.

Letztere, kleine eigentümlich umgestaltete Formen, die jetzt vor allem in den Armen von *Crinoidea* schmarotzen, dürften in früheren Zeiten die in Stielanschwellungen bodenbewohnender *Crinoidea* vorhandenen Höhlungen bewohnt haben (Fig. 128), die man bis in das Karbon zurück nachweisen konnte. Bei fossilen schwimmenden Seelilien und auch bei *Pentacrinidae*, die z. T. an Treibhölzern festgewachsen herumtrieben, beobachtete man sie aber nicht.

Fig. 129.

Serpula † lumbricalis Schloth. (*Annelida O. Polychaeta, Tribus? Sabelliformia*). Mittlerer Jura, Oberfranken (aus Goldfuß 1833). Kalkröhre auf einem Bruchstück des Rostrum von † *Belemnites giganteus* $^1/_2$.

Die *Polychaeta*, meist Bewohner des Meeresbodens, können außer Abdrücken des Körpers Kriechspuren hinterlassen oder solche, die dadurch entstehen, daß manche sich in den Boden eingraben, ja sogar in Kalkstein oder Kalkschalen bohren oder als Schlammfresser

Kotstränge hinterlassen, aber ähnliche Spuren können von allen möglichen Wirbellosen erzeugt sein, sie sind also nur ganz ausnahmsweise sicher deutbar. Besseren Anhalt gewähren aus anorganischen Fremdkörpern fest verkittete oder kalkige Röhren, welche von vielen jetzt meist das Seichtwasser bewohnenden Angehörigen verschiedener Unterordnungen gebildet werden.

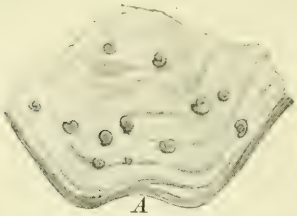


Fig. 130.

Spirorbis umbiliciformis Münster (*Annelida, O. Polychaeta, Tribus? Sabelliformia*).
Alttertiär (Oligocän), bei Münster, Westfalen (aus Goldfuß 1833).
A Kalkröhrchen auf einem Schalenstück von *Terebratula* † *grandis* $^1/_1$. *B* Kalkröhrchen stark vergrößert.

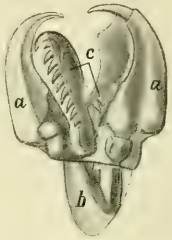


Fig. 132. † *Eunicites Reidiae Hinde* (1896) (*O. Polychaeta, Tribus Nereideiformia*).
Unterkarbon (Kohlenkalk), Flintshire, Wales. Oberkiefer $^5/_1$. *a* paarige Zangen, *b* Abdruck von deren Trägern, *c* paarige Sägeplatten in umgedrehter Lage, eine nur in Spuren erhalten.

Fig. 131.

† *Eunicites proavus Germar* (*O. Annelida polychaeta, Tribus Nereideiformia*).
Oberster Jura (Lithographieschiefer), Solnhofen in Franken (aus Ehlers 1869).
An dem Abdruck befinden sich Reste der Stützborsten und vorn der zwei Unterkiefer $^1/_1$.

Speziell die oft der Unterlage angehefteten Kalkröhren (*Serpula* u. a.), deren Gestalt sehr wechselnd und gewöhnlich unregelmäßig ist, aber bei den einzelnen Arten auffällig konstant sein kann, spielen manchmal eine ziemliche Rolle und können wie in der Gegenwart ganze Bänke bilden, so in der unteren Kreide Westfalens (Fig. 129 u. 130). Diese bis in das Silur zurückgehenden Röhren sind auch deshalb wichtig, weil manche Formen sich von denen gewisser Schnecken (*Vermetidae [Prosobranchia ctenobranchia]* oder *Limnaeidae [Pulmonata]*) und *Scaphopoda* fast nur in der Struktur unterscheiden.

Im Gegensatz zu den Mikroplankton fressenden Formen haben die beweglichen räuberischen *Nereideiformia* vielgestaltige Chitinkieferchen. Höcht selten, wie im Alttertiär des Mte. Bolca bei Verona und im obersten Jura von Solnhofen in Franken, sind ihre Körper mit Borsten und Kieferchen (Fig. 131) oder auch nur letztere beisammen erhalten

Fig. 133.

† *Prionodus radicans Hinde* (1879) († *Conodonta*).
Untersilur (Chazy-Stufe), Quebec, Kanada, $^{10}/_1$.

Fig. 134.

† *Paltodus obtusus Pander* (1856) († *Conodonta*).
Unterstes Silur (Glaukonitsand), St. Petersburg.
A seitlich, *B* von unten, stark vergr.

(Fig. 132); die isolierten Kieferchen, welche dann nicht näher bestimmbar sind, fand man aber im marinen Karbon, Devon und Silur von Europa und Nordamerika oft in Menge. Ob auch die ebenda vorkommenden † *Conodonta* (Fig. 133 u. 134), spitzkonische, oft mit Nebenzacken versehene hohle Zähnchen aus Lamellen von kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk, dazu oder zu *Gephyrea* gehören, ist nicht sichergestellt.

Jedenfalls ist also ein hohes geologisches Alter der *Chaetopoda* erwiesen, von einem wirklichen Einblick in ihre Geschichte kann jedoch keine Rede sein.

Literatur.

Etheridge, R. jr.: A contribution to the study of the british carboniferous tubicolar Annelida. Geol. Magaz. Dec. 2, Bd. 7, London 1880.

Graff, Dr. L. v.: Über einige Deformitäten an fossilen Crinoiden. Palaeontogr., Bd. 31, Cassel 1885.

Hinde, Gl.: On Annelid remains from the Silurian strata of the isle of Gotland. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 7, Stockholm 1882.

Intosh Mac: On certain homes or tubes formed by Annelids. Ann. Magaz. natur. hist., Ser. 6, Bd. 13, London 1886.

Nathorst, A. G.: Om spår af några evertebrerade djur m. m. och deras paleontologiska betydelse. K. Svenska Akad. Handl. Bd. 18 und 21, Stockholm 1881, 1886.

Remeš, M.: Nachträge zur Fauna von Stramberg I. Beitr. Geol. Pal. Österr., Bd. 14, Wien 1902.

Rohon und Zittel: Über Conodonten. Sitz.-Ber. math.-phys. Cl. k. bayer. Akad. Wiss., Bd. 16, München 1886.

Rovereto G.: Studi monografici sugli Annelidi fossili. I Terziario. Palaeontographia italica, Bd. 10, Pisa 1904.

Vine, G. B.: Notes on the Annelida tubicola of the Wenlock shale. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 38, London 1882.

IV. Stamm Echinodermata, Stachelhäuter.

Die Stachelhäuter sind allermeist um eine Hauptachse, an deren einem Ende der Mund liegt (oraler-ventraler Pol gegenüber dem aboralen-dorsalen), wie die *Coelenterata* radiär gebaut, jedoch beinahe alle nach der Fünfzahl. Auch sind ihre planktonischen Larven und viele erwachsene deutlich zweiseitig symmetrisch, und in der Ausbildung eines Darmes in der Leibeshöhle, des Gefäß- und Nervensystems, sowie in der beinahe ausschließlich geschlechtlichen Fortpflanzung bei fast nie vorhandenem Hermaphroditismus stehen sie hoch über jenen.

Fig. 135. *Echinoderma.* Balkengerüst schematisch $^{450}/_{1}$ (aus Fraas 1886).

Charakteristisch für alle ist das Wassergefäß- oder Ambulakralsystem. Es besteht bei typischem Bau aus einem Ring um den Mund, der durch einen in der siebförmigen „Madreporenplatte“ an der Körperoberfläche mündenden „Steinkanal“ oder durch mehrere solche Kanäle aus der Leibeshöhle Wasser aufnimmt, und von dem fünf radiale Gefäße ausgehen, an welchen kleine Fortsätze meist als Bewegungsorgane (Füßchen) oder als Tentakeln zum Tasten oder Atmen ausgebildet sind. So kann man fünf ambulakrale „Radien“ und fünf interambulakrale „Interradien“ unterscheiden; ambulakral liegen u. a. die Sinnesorgane und Hauptnerven- und Blutgefäßstämme, interambulakral der After, der den hinteren Interradius bezeichnet, und die Mündung des Steinkanals, sowie meistens die Ausgänge der Geschlechtsorgane. Besonders bezeichnend ist das fast stets vorhandene, aus kohlensaurem Kalk bestehende Hautskelett, das sehr oft mit beweglichen Stacheln besetzt ist (Fig. 177, S. 147). Es bildet sich im mesodermalen Bindegewebe unter dem Epithel aus regelmäßigen winzigen Dreistrahlern, die zu einem feinen

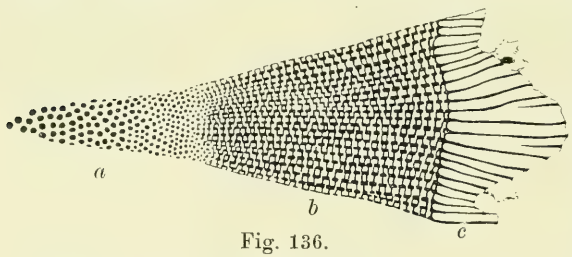


Fig. 136. *Cidaris annulata Mort. (O. Regularia, U. O. Cidaroidea).* Rezent. Ausschnitt eines Querschliffs durch einen Hauptstachel $^{40}/_{1}$ (aus Stewart 1871). *a* axiale Längsröhren, *b* Mittelschicht aus perforierten, durch Querbälkchen verbundenen dünnen Radiärsepten, *c* feste Rindenschicht mit Radiärkanälchen.

Sparrenwerk verwachsen (Fig. 135). Seine meist sehr regelmäßige Struktur ist z. T., z. B. bei Seeigelstacheln, systematisch verwendbar (Fig. 136 und 184 *B*, S. 152). Jeder der zahlreichen Skeletteile verhält sich wie ein Kalkspat-Kristallindividuum, was die fossilen Reste an der Spaltbarkeit dieser Kristalle leicht erkennen läßt.

Alle Stachelhäuter leben, oft gesellig, im Meer in allen Zonen und Tiefen, meist dem vagilen Benthos angehörig, oft wenig beweglich oder sogar festgewachsen, nur ganz ausnahmsweise planktonisch.

Nach Häckel kann man sie vor allem nach der Ausbildung der Ambulakralradien in die drei Klassen Pelmatozoa, Asterozoa und Echinozoa teilen, wobei aber hier statt der letzten Klasse zwei: Echinoidea und Holothurioidea unterschieden werden.

1. Klasse. Pelmatozoa.

Die mit Kalktafeln gepanzerte, aber fast nie durch bewegliche Stacheln beschützte Kapsel (Kelch, *Theca*), welche die Leibeshöhle umschließt, sitzt zeitlebens oder nur in der Jugend mittels eines Stieles oder direkt am aboralen Pole fest; der allermeist in der Mitte der Oralseite befindliche und niemals große Mund ist also nach oben gerichtet (Fig. 137).

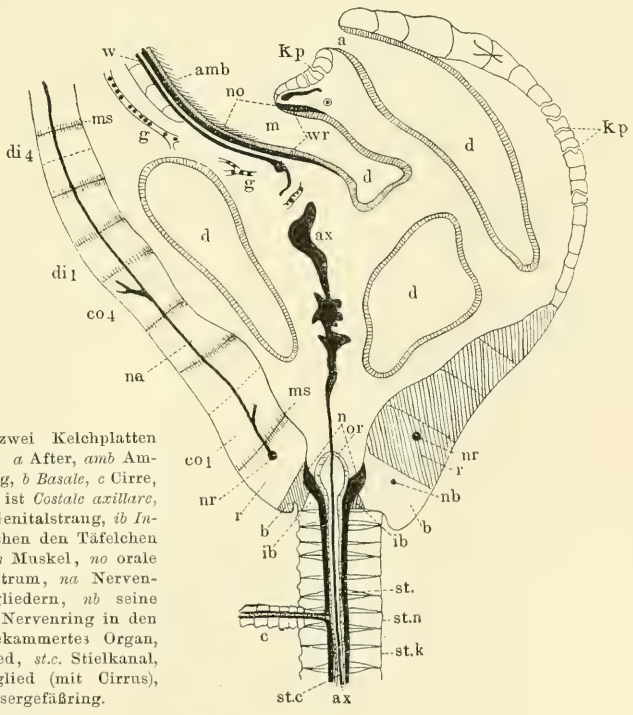


Fig. 137. *Metacrinus acutus Döderlein* (*O. Articulata, Pentacrinidae*). Rezent, Sunda-Archipel. Etwas schematisierter Längsschnitt in der Symmetrieebene (abgeändert nach Reichensperger 1906) $^2/_1$, rechts interradial, links radial, links oben ist der Schnitt schief, dem einen Armast folgend gedacht; wo er zwischen zwei Kelchplatten durchgeht, sind sie schraffiert. *a* After, *amb* Ambulakralfurche, *ax* Achsenstrang, *b Basale*, *c* Cirre, *co* 1—4 *Costale* 1 bis 4, letzteres ist *Costale axillare*, *d* Darm, *di Distichale* 1 bis 4, *g* Genitalstrang, *ib Infrabasale*, *kp* Kelchporen zwischen den Täfelchen der Kelchdecke, *m* Mund, *ms* Muskel, *no* orale Nerven, *n* dorsales Nervenzentrum, *na* Nerven-(Achsen)Kanal in den Armgliedern, *nb* seine Kommissur im *Basale*, *nr* sein Nervenring in den *Radialia*, *or* sogenanntes gekammertes Organ, *r Radiale*, *st.* junges Stielglied, *st.c.* Stielkanal, *st.k.* Stielkante, *st.n.* Knotenglied (mit Cirrus), *w* Wassergefäß, *wr* Wassergefäßring.

Mehr oder weniger weit von ihm liegt der After, und von dem Ambulakralgefäßring, der von der Leibeshöhle aus Wasser aufnimmt, gehen meistens fünf, selten weniger radiäre Gefäße, die mit kleinen Tentakeln besetzt sind, in Flimmerfurchen der oralen Kelchdecke aus: diese häufig verästelten Furchen, welche in der Regel von zwei oder vier Reihen z. T. beweglicher kleiner Deck- und Saumplättchen geschützt und bei fossilen Formen auf ihr oft fest überdeckt sind, verlängern sich nebst je einem Blutgefäß und Nervenstamm und einer Fortsetzung der Leibeshöhle auf freie und meistens verästelte Arme, die am Rande der Oralseite entspringen und bei Lebzeiten sich ausbreiten, um die mikroskopisch kleine Nahrung aufzufangen, die durch die Flimmerrinnen dem Munde zugeführt wird. Die Arme können sich aber auch zusammenfalten, denn sie sind wie der Stiel aus Kalkgliedern so aufgebaut, daß eine gewöhnlich nur schwache Beweglichkeit ermöglicht ist (Fig. 138).

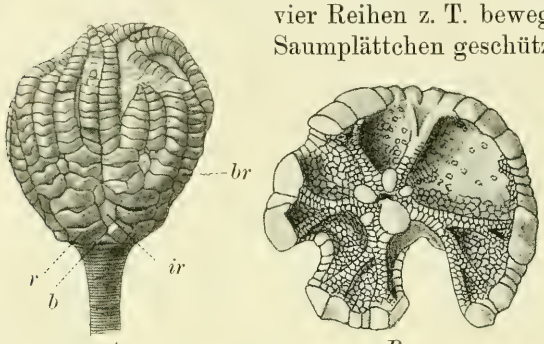


Fig. 138. † *Taxocrinus* (*O. Articulata* [† *Flexibilia*] † *Ichthyocrinidae*).

A † *Tax.* († *Forbesiocrinus*) *incurvus Trautsch.* (1879). Mittelkarbon (Kohlenkalk), Miatschkowa bei Moskau. Krone mit oberstem Stielteil, *b Basale, r Radiale, ir Interradialia, br* einreihige Arme ohne *Pinnulae. B* † *Tax. intermedius Wachsmut und Springer* (1888). Unterkarbon (Kinderhook-Stufe), Iowa, Nordamerika. Kelchdecke von oben, sehr fein getäfelt, mit getäfelten Ambulakralfurchen, die vom Mund zwischen den *Oralia* zur Basis der Armäste sich gabelnd hinziehen, Afterröhre ausgebrochen.

Die *Pelmatozoa*, die demnach in der Regel dem sessilen Benthos angehören, und die jetzt nur noch schwach vertreten sind, lassen sich nach der Ausbildung der Arme in zwei Unterklassen, *Crinoidea* und † *Cystoidea*, trennen.

1. Unterklasse. Crinoidea.

Für die zahlreichen Seelilien ist charakteristisch, daß sie stets fünfstrahlig gebaut sind und daß die wohl entwickelten fünf Arme an ihren kleinsten Seitenästchen (*Pinnulae*) die reifen Geschlechtsorgane tragen und mit ihrer Basis eine orale und oft locker oder nicht getäfelte „Kelchdecke“ von der sehr regelmäßig getäfelten Unter- und Seitenwand, der „Dorsalkapsel“ des Kelches, abgrenzen (Fig. 137, 138).

Die Kelchtafeln und Armglieder haben je nach ihrer Lage bestimmte Namen erhalten, die leider von den verschiedenen Autoren

nicht gleichförmig angewendet werden. Sie sind in der Regel durch ebene Nahtflächen unbeweglich verbunden; wo eine bewegliche Gelenkverbindung ausgebildet ist, trägt jede Nahtfläche eine Leiste und daneben Vertiefungen für Muskeln. Eine Gabelung einer Platten- oder Gliederreihe findet dadurch statt, daß die obere Nahtfläche eines „*Axillare*“ dachförmig ist, und daß jeder der zwei Dachflächen ein Glied, „*Distichale*“ genannt, als Beginn einer Längsreihe aufsitzt.

Außen sind die Tafeln häufig durch Höcker oder Leisten verziert, innen oder oral haben die Kelchplatten und Armglieder oft eine Furche für Nervenstänge, die von einem dorsalen Zentralsystem ausgehen; wenn die Platten aber sehr dick sind, werden diese in sie in ein fünfstrahliges Kanalsystem eingeschlossen (Fig. 137, S. 113, und 139).

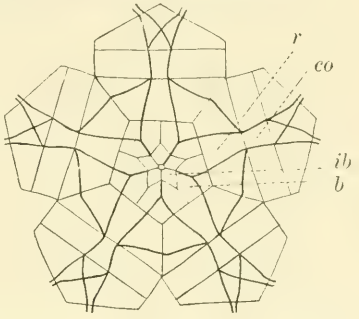


Fig. 139. † *Encrinus* (*O. Articulata*, † *Encrinidae*).
Mittlere Trias (Muschelkalk), Deutschland (aus Beyrich 1857).
Kelchschema mit eingezeichnetem Kanalsystem, *ib Infrabasale*, *b Basale*, *r Radiale*, *co Costale*.

Am meistens becherförmigen Kelch sind die mehreckigen Platten in der Regel in fünfzähligen Kreisen (Zyklen) vorhanden, es kommen aber manchmal Zweiteilungen von Tafeln vor, und durch Verwachsen und Verkümmern von Tafeln wird die Regelmäßigkeit des untersten Kranzes oft gestört. Er besteht entweder aus Tafeln, die interradial (= interambulakral), d. h. in den Verlängerungen der Armzwischenräume gelegen sind, *Basalia* (*b*), oder es liegen unter ihnen alternierend noch radial gelegene Täfelchen, *Infrabasalia* (*ib*), wonach man eine mono- oder dizyklische Basis unterscheidet.

Alternierend über den *Basalia* folgt stets ein Kranz von fünf *Radialia* (*r*), auf welchen die Arme entspringen, durch deren teilweises Hineinziehen in die Dorsalkapsel bei manchen paläozoischen Genera den ersten *Radialia* mehrere übereinander folgen, die besser *Costalia* (*co* 1, *co* 2 usw.) genannt werden (Fig. 137, S. 113, und 139).

Auf einem *Costale axillare* können sogar noch *Distichalia* (*di*) in den Kelch einbezogen werden und Schaltplatten können sich dazwischen sowie auch in den Interradien zwischen die *Radialia*, (*Interradialia*, *ir*), einfügen. Sie sind vor allem oder ausschließlich in dem Interradius vorhanden, der oral den After enthält (hinterer oder Analinterradius), und machen dann den Kelch zweiseitig symmetrisch. Außer diesen *Analia* (*ira* = *a*) kann sich aber dort auch ein *Radianale* (*ra*) von dem anstoßenden *Radiale* abgliedern (Fig. 146, S. 120).

Der After liegt übrigens oft auf einer getäfelten Röhre, *Proboscis*, welche manchmal so groß ist, daß sie wohl die Hauptmasse der Eingeweide enthielt, die auch sonst nicht selten über dem häufig kleinen Innenraum der Dorsalkapsel liegt. Die infolgedessen gewölbte Kelchdecke ist meist nur lederartig oder locker irregulär getäfelt, häufig aber sind um oder über dem sehr selten exzentrisch gelegenen Mund fünf interradiale Tafeln, *Oralia* (*o*), erkennbar, zwischen denen die manchmal gegabelten Ambulakralfurchen zu den Armbasen laufen (Fig. 138, S. 114). Bei der Mehrzahl der paläozoischen Genera ist jedoch die Decke fester getäfelt und oft über die Furchen und den Mund hinweg ein festes Plattengewölbe ausgebildet, das in die Dorsalkapsel übergeht und nur die interradialen Spalten oder Poren zum Wassereintritt in die Leibeshöhle hat. In ihr ist übrigens in seltenen Fällen das Bindegewebe zwischen den Windungen des Spiraldarmes so verkalkt, daß es fossil erhalten werden kann (Fig. 152, S. 122).

Die Armglieder, *Brachialia* (*br*), sind in der Jugend einzeilig angeordnet, durch Annahme alternierender Keilform aber später oft wechselzeilig oder zuletzt alternierend zweizeilig (Fig. 154, S. 123). Sie sind gelenkig, oft aber sind zwei sich folgende unbeweglich (durch Syzygie) verbunden. Die Arme wachsen an der Spitze und verzweigen sich meistens gabelig, doch sind die zwei entstehenden Äste häufig so ungleich stark, daß eine wechselständige oder einseitig fiederige Verästelung entsteht. Selten fehlen an ihrer ventralen Seite die kleinen gegliederten Ästchen (*Pinnulae*), auf denen die Ambulakralfurchen enden, die in einer ventralen Rinne der *Brachialia*, meistens von Täfelchen gedeckt, verlaufen.

Am aboralen Pole ist der armtragende Kelch, die Krone, selten direkt aufgewachsen oder frei und dann meistens durch eine zentrale Platte abgeschlossen, sondern in der Regel mit einem Stiel versehen. Er besteht aus einer Reihe von fünfeckigen oder runden, bei wenigen paläozoischen Formen noch fünfteiligen Kalkscheiben oder Zylindern, die oft nicht gleichartig sind (Fig. 153, S. 123) und durch elastische Bänder an gerieften Endflächen ein wenig beweglich, selten stärker gelenkig verbunden sind. Ihren Seitenflächen sitzen oft gegliederte Seitenranken, *Cirri*, häufig in Wirteln an, und zwar entspringen sie bei monozyklischer Kelchbasis interradial, bei dizyklischer radial. Ebenso verhalten sich die Achsenstränge und meistens auch die Ecken des Achsenkanales, der den Stiel wie die Cirren durchzieht und dorsale Nerven und Blutgefäße enthält (Wachsmut u. Springers Gesetz, Fig. 140).

Der Stiel, welcher durch Einschaltung am Oberende, seltener nahe an ihm, wächst, endet verdickt, wenn auf festem Grund ange-

wachsen (Fig. 150, S. 121), oder spitz und oft mit Verästelungen, wenn im Schlammgrund verankert, aber einfach gerundet, wenn abgerissen. Sein Größenverhältnis zum Kelch ist wie das der Arme ein sehr wechselndes. Er kann bis über 15 Meter lang werden, diese bis mehrere Dezimeter, während der Kelch wenige Millimeter bis 1 dm Durchmesser hat.

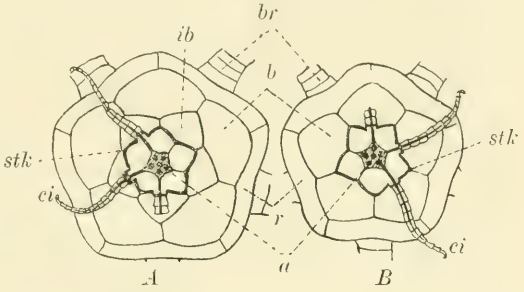


Fig. 140. Schema einer dicyklischen (*A*) und monocyklischen (*B*) Kelchbasis (aus Bather 1898).
a Achsenkanäle des Stieles, *b Basale*, *br Brachialia*, *ci* Cirren mit Achsenkanal, *ib Infrabasale*, *r Radiale*, *stk* Stielkante.

Die Ontogenie, welche leider nur bei *Antedon* gut bekannt ist, das vor allem durch freie Beweglichkeit von der Norm abweicht, bietet Interesse durch Rückschlüsse auf die Stammesgeschichte.

Nach kurzem freiem Larvenstadium entstehen nämlich Kalkplatten, und zwar Stielglieder, fünf winzige *Infrabasalia* und die *Basalia* und darüber fünf *Oralia*, dann dazwischen fünf *Radialia* und ein interradiales *Anale* (*Pentacrinus* Stadium, Fig. 141). Gleichzeitig mit der weiteren Entwicklung der *Radialia* und der Arme sowie des Stieles schwinden dann aber die *Oralia*, und das *Anale*, auch die *Basalia* werden rudimentär, und nach einigen Monaten löst sich endlich die Krone mit einer basalen Zentrodorsalplatte, zu welcher die *Infrabasalia* und das oberste Stielglied verschmelzen, vom Stiel und wird so frei.

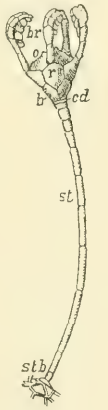


Fig. 141. *Antedon tuberosa Carpenter* (1888) (*O. Articulata, Comatulidae*).
12 mm hohes Pentacrinus-Stadium. Rezent, Stiller Ozean.
b Basale, *br* gegabelte Arme mit Deckplättchen der Ambulakralfurchen, *cd* in der Anlage begriffene Centrodorsalplatte, *oOrale*, *r Radiale*, *st* Stiel, *stb* Basalplatte des Stieles.

Seelilien mit Stiel, *Infrabasalia*, großen *Basalia* und *Oralia* und schwachen Armen scheinen darnach primitiv zu sein. *Antedon* aber und seine Verwandten, die erwachsen im vagilen Benthos aller Meerestiefen leben, sind also abgeleitete Formen, und nur die ausschließlich im Stillwasser vor allem der Tiefsee gesellig lebenden sessilen Genera der Gegenwart schließen sich näher an primitive an.

Da die Seelilien, wie viele wenig bewegliche Tiere eine starke Variabilität zeigen und in der Formenfülle alle möglichen Übergänge sich ergeben, ist ein allgemein anerkanntes System noch nicht gefunden. Besonders

wichtig scheint aber zu sein, ob die Arme von den *Radialia* an frei beweglich oder ob sie locker oder fest mit ihrem unteren Teil in den Kelch hereinbezogen sind. Z. T. ist auch ihr Bau und die feste oder schwache Täfelung der Kelchdecke von größerer Bedeutung, und danach sind hier die vier Ordnungen *Larviformia*, † *Fistulata*, *Articulata* und † *Camerata* unterschieden.

Ob *IB* vorhanden sind oder nicht, das Verhalten der *IR* und die Dicke der Kelchplatten gibt weitere Merkmale, und die Ausbildung der Arme, die Zahl der *IB* oder *B*, auch die der *Co* und vor allem das Verhalten der *IRA* sowie die Gestaltung des Stieles läßt Genera bezeichnen. Die Detailform und Proportion des Kelches und seiner Platten, die Armzahl und Stellung, die Verzierung der Platten und besonders bei vielen geologisch jüngeren Formen die Stielglieder gestatten endlich die Arten zu unterscheiden.

1. Ordnung: Larviformia.

Die am einfachsten gebauten Seelilien sind fast alle sehr klein und dünn getäfelt. Ihr Kelch besteht nur aus 3 bis 5 *B*, 5 *R* u. 5 großen *O*, wozu manchmal kleine *IR* auf der Decke kommen. Fast stets sind nur 5 schlanke unverästelte Arme vorhanden, doch ist manchmal die Zahl der R und der einfachen Arme sekundär vermehrt. Die Arme bestehen nur aus einer Reihe oft langer Glieder und sind von den *R* an frei. Sie tragen keine *Pinnulae* oder nur wenige so lange, daß sie wie alternierende Seitenäste sich verhalten. Der Stiel besteht meistens aus runden Scheiben oder Zylindern ohne Cirren (Fig. 142, 143).

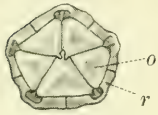


Fig. 142. † *Haplocrinus mespiliformis Goldf.* (*O. Larviformia*, † *Haplocrinidae*). Mitteldevon, Gerolstein, Eifel (aus Wachsmut u. Springer 1897). Kelch von oben, stark vergr. *o Orale*, *r* Oberrand des *Radiale* mit dem Gelenk für den Arm.

Fig. 143. † *Pisocrinus pilula de Koninck* (*O. Larviformia*, † *Triacrinidae*). Obersilur, Gotland (aus Bather 1893). Fast vollständiges Exemplar $^2/_1$. *b Basale*, *r* ungleiche *Radialia*.

Außer sehr seltenen rezenten Tiefseebewohnern und den wenigen † *Plicatocrinidae* des oberen Juras von Mitteleuropa kennt man nur aus dem Unterkarbon bis Obersilur Westeuropas und Nordamerikas mehrere Familien. Die vor allem devonischen † *Hapalocrinidae* weichen übrigens durch Gabelung der Arme und manchmal auch durch den Besitz von Stiel-Cirri von der Norm ab und die größte Form, der mitteldevonische † *Cupressocrinus*, durch winzige *IB*, fünf sehr plumpe Arme und die

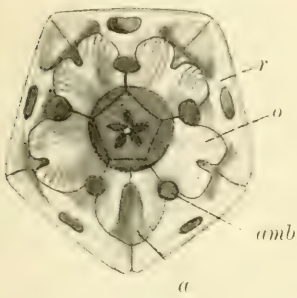


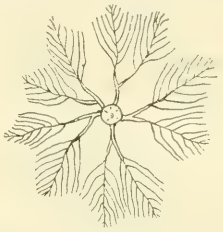
Fig. 144. † *Cupressocrinus abbreviatus Goldf.* (*O. Larviformia,* † *Cupressinidae*).

Mitteldevon, Gerolstein, Eifel (aus Quenstedt 1876).

Kelch von oben $^1/_1$. *a* Afterlücke, *amb* Lücke für ein Ambulakrum, *o* sogenannte Konsolidationsplatte, *r* Oberrand des *Radiale* mit Achsenkanal zum Arm.

Ausbildung eines sogenannten Konsolidationsapparates, vielleicht eigentümlich umgebildete *O*, an der Ventralseite des Kelches (Fig. 144).

Wohl ein Verwandter der † *Plicatocrinidae* ist endlich die sehr zierliche ungestielte † *Saccocoma*. Ihr Kelch scheint fast nur aus sehr dünnen, gitterförmig verstärkten *R* zu bestehen, und die rinnenförmigen Glieder der einrollbaren Arme tragen zarte, flügelförmige Anhänge, was ebenso wie ihr scharenweises Vorkommen nur im oberjurassischen lithographischen Plattenkalke Frankens für eine planktonische Lebensweise spricht (Fig. 145).



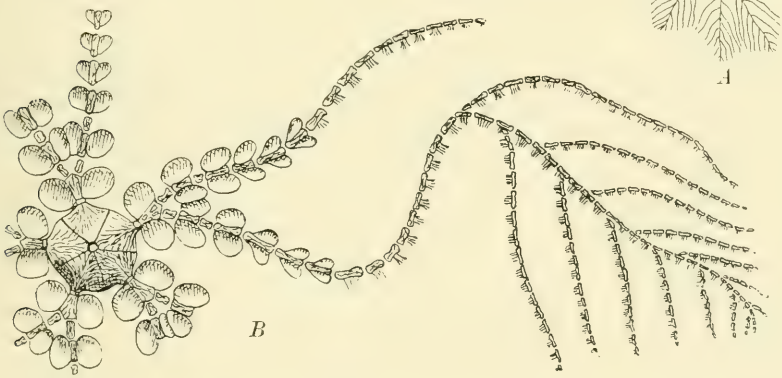


Fig. 145. † *Saccocoma tenella Goldf.* (*O. Larviformia,* † *Saccocomidae*).

Oberster Jura (Lithographie-Plattenkalke), Eichstädt, Mittelfranken (aus Jäkel 1892).

A Vollständiges Exemplar $^1/_1$, ausnahmsweise mit nicht eingerollten Armen. *B* Rekonstruktion von unten, stark vergr., nur ein Armast vollständig.

2. Ordnung: † Fistulata.

Zahlreiche kleine bis stattliche Seelilien besitzen am Kelch nicht nur *B, R* und oft auch *IB,* sondern in der Regel auch *IRA* (Fig. 146), und ihre vollständig mit dünnen *IR* und Deckplättchen getäfelte Decke ist im Analinterradius in eine getäfelte, oft große Afterröhre erhoben. Ihre Arme sind wie bei den vorigen von der Basis an frei, aber meistens verästelt, häufig zweizeilig und oft mit *Pinnulae* versehen. Der

Stiel besteht gewöhnlich aus runden Scheiben und wird nur ganz ausnahmsweise rückgebildet.

Außer fraglichen Formen im mitteleuropäischen Perm (Zechstein) und einigen Genera im Permokarbon Ostindiens und Australiens finden sich mehrere formenreiche Familien im Mittelkarbon bis Untersilur Europas und Nordamerikas (Fig. 147). Bemerkenswert sind darunter die † *Crotalocrinidae* des europäischen Obersilurs,

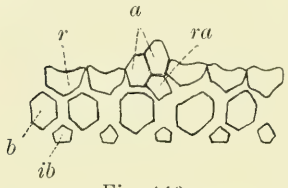


Fig. 146.

† *Poteriocrinus Miller* († *Fistulata*, † *Poteriocrinidae*). Karbon, Europa und Nordamerika (aus Bather 1900). Schema der Dorsalkapsel (ähnlich Merkators Projektion). *ib Infrabasale, b Basale, r Radiale, ra Radianale, a Analia.*

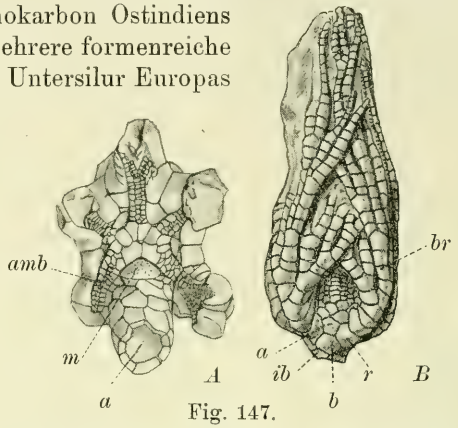


Fig. 147.

† *Cyathocrinus* (*O.* † *Fistulata*, † *Cyathocrinidae*). *A Cyath. brevisacculuus Wachsmut u. Springer* (1897).? Unterkarbon, Nordamerika. Kelchdecke von oben. *a* unterer Teil der abgebrochenen Afterröhre, *amb* mit Deckplättchen versehene Ambulakralfurche zu der Armbasis ziehend, *m* poröse Platte (Madreporenplatte). *B Cyath. muticus Angelin.* Obersilur, Gotland (aus Bather 1893). Krone von hinten $^3/_2$. *a Anale* mit Afterröhre darüber, *b Basale, ib Infrabasale, r Radiale, br* einzeiliger verästelter Arm ohne *Pinnulae.*

weil bei ihnen die Ästchen der außerordentlich stark vergabelten Arme z. T. zu siebförmigen Blättern verwachsen sind, und der Achsenkanal des Stieles ungewöhnlich weit ist.

3. Ordnung: Articulata.

Die känozoischen und fast alle mesozoischen *Articulata* haben im Gegensatz zu der Mehrzahl der *Crinoidea* dicke Kelchwände und daher die dorsalen Nerven in sie wie in die Armglieder eingeschlossen (Fig. 137, S. 113, u. 139, S. 115). Die kleinen bis stattlichen Formen haben zwar manchmal *IB*, meist aber werden diese rudimentär oder fehlen, und auch die *B* werden nicht selten sehr reduziert. Zwischen den 5 *R* finden sich nur selten *IR*, und die Kelchdecke, welche fast stets die unteren etwas beweglichen Armteile mit umfaßt, ist meistens häutig. Doch sind manchmal die *O* noch deutlich oder viele kleine Täfelchen vorhanden und bei den paläozoischen und wenigen mesozoischen dünne *IR* (Fig. 148).

Die fast stets verästelten Arme sind nur sehr selten zweizeilig und nur bei paläozoischen ohne *Pinnulae*. Der Stiel besteht zwar

meistens aus runden oder fünfkantigen Scheiben mit Cirri, selten aus zylindrischen Gliedern, zeigt aber recht wechselnde Ausbildung. Bemerkenswert ist, daß bei manchen Formen, besonders den paläozoischen, die neuen Stielglieder unter dem obersten (*Proximale*) entstehen, und daß letzteres bei stiellosen Formen als Zentrodorsale mit den *IB* verschmolzen sich erhalten kann (s. S. 117!).

Von fast sämtlichen rezenten Familien fand man wenige Vertreter im Tertiär und von allen zahlreiche im Mesozoikum, jedoch beinahe nur in Europa. So reihen sich die sehr dick getäfelten *Apiocrinidae* (Fig. 148) mit oben und unten verdicktem Stiel an *Calamocrinus* an, und ebenso sind die *Pentacrinidae* reich entwickelt, bei welchen im Gegensatz zu ihnen der kleine Kelch gegen die schlanken, überreich verzweigten Arme und den langen, mit Cirren besetzten fünfkantigen Stiel ganz zurücktritt (Fig. 149 u. 137, S. 113).

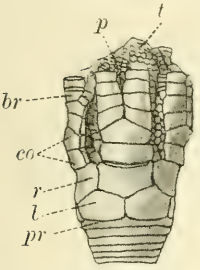


Fig. 148.
†*Apiocrinus roissyanus d'Orb.* (*O. Articulata, Apiocrinidae*).
Oberer Jura (untere Oxfordstufe), La Rochelle, Charente inf., Frankreich (aus de Loriol 1887).
Kelch mit Teilen der Arme und des Stieles $^1/_1$. *pr* oberstes sehr breites Stielglied (*Proximale*), *b Basale*, *r Radiale*, *co Costale* 1 und 2, dazwischen winzige interradiale Platten, *br Brachialia*, *p Pinnula*, *t* dünn getäfelte hohe Kelchdecke.

Ganz anders sind wiederum die im oberen Jura formenreichen Verwandten des *Holopus* organisiert, deren Arme nur kurz sind, und deren Stiel zur Reduktion neigt, plumpe Seelilien, die wohl an ein Leben in bewegtem Wasser angepaßt sind (Fig. 150). Endlich sind auch die freischwimmenden *Comatulidae* wie sie bis zum Lias vertreten.

Dazu kommen aber noch ausgestorbene Familien, so besonders die für die europäische Trias charakteristischen † *Encrinidae* (Fig. 168, S. 135, u. 139, S. 115), gestielte Seelilien, deren kräftige Arme meistens zweizeilig sind. Nur als sehr fragliche Angehörige der *Articulata* kann man endlich zwei ungestielte dünnplattige Formen der oberen Kreide,

Fig. 149.
Pentacrinus † *nodosus Quenst.* (1876) (*O. Articulata, Pentacrinidae*).
Mittlerer Jura, Geisingen in Baden.
A Stielstück seitlich mit 8 internodialen Gliedern, d. h. 8 Gliedern zwischen je zwei Cirren-tragenden Knotengliedern $^1/_1$. *B* Unterfläche eines Knotengliedes mit Cirrenbasis $^1/_1$.

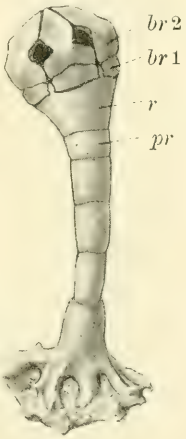


Fig. 150.
† *Eugeniacrinites caryophyllatus Schloth.* (*O. Articulata,* † *Eugeniacrinidae*).
Oberer Jura, Franken (ergänzt aus Jäkel 1891).
Vergrößerte Rekonstruktion. *pr* oberstes Stielglied, *r* Kelch nur aus verschmolzenen *Radialia*, *br* 1 *Brachiale* 1, *br* 2 *Brachiale axillare* mit großem oberen Fortsatz (die unbekannten Armäste zwischen ihnen sind weggelassen, die Zugehörigkeit der Stielbasis ist unsicher).

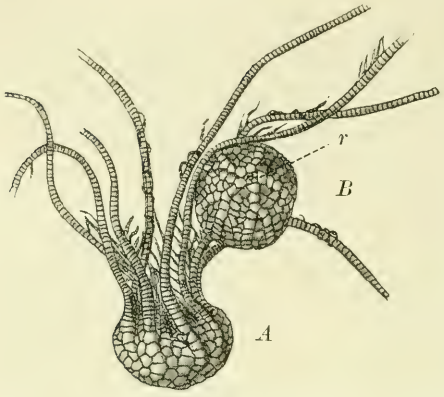


Fig. 151. † *Uintacrinus socialis Grin.* (*O. Articulata*, † *Uintacrinidae*).

Obere Kreide, Logan County, Kansas (aus Springer 1901). Zwei Exemplare aus einer mit Resten bedeckten Platte, von den sehr langen Armen nur unterer Teil $^1/_4$. *A* seitlich, *B* von unten, *r Radiale*.

die vielleicht schwimmend lebten, hier erwähnen. Davon ist der nur westeuropäische † *Marsupites* durch eine große Zentralplatte inmitten seiner dizyklischen Basis ausgezeichnet, während der auch in Nordamerika vorkommende † *Uintacrinus* (Fig. 151) ganz eigenartig ist, indem er wie die rezente *Comatulide Actinometra* eine zentrale Afterröhre und einen exzentrischen Mund und außerdem die unteren Teile der sehr langen Arme samt ihren *Pinnulae* unter Einschaltung von *Intercostalia* und *Interdistichalia* in die weite Kelchkapsel hereinbezogen hat. In letzterem Verhalten wie in der geringen Dicke seiner Tafeln gleicht er gestielten, vom Mittelkarbon bis zum Obersilur verbreiteten und vielleicht schon im Untersilur Böhmens vertretenen Formen, die aber keine *Pinnulae* besitzen und deren Kelchdecke wohl stets kleine *O* und getäfelte Ambulakralfurchen enthält (Fig. 138, S. 114).

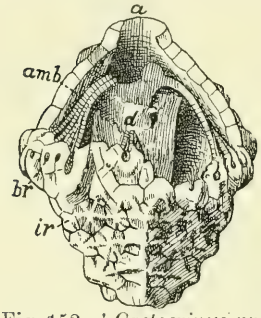


Fig. 152. † *Cactocrinus proboscidalis Hall* (*O.* † *Camerata*, † *Actinocrinidae*).

Unterkarbon, Burlington, Iowa (aus Meek und Worthen 1873). Kelch mit seitlich aufgebrochener Decke und abgebrochener Afterröhre *a* $^1/_1$, Dorsalkapsel mit vielen Interradialplatten *ir*, *br* Ansatzstelle der freien Armäste, *amb* getäfelte Ambulakralfurchen, *d* eingerolltes Organ, wohl den Darm umhüllend.

Sie könnten wegen dieser Eigentümlichkeiten als besondere Ordnung † *Flexibilia* den eigentlichen *Articulata* gegenübergestellt werden.

4. Ordnung: † Camerata.

Im Mittelkarbon bis zum Untersilur Nordamerikas und Europas treten stets gestielte Seelilien hervor, die sich durch feste Täfelung des Kelches und seiner Decke auszeichnen, wobei der untere Teil der Arme mehr oder minder mit hereinbezogen und unbeweglich ist. Ihre Kelchbasis ist bald mono-, bald dizyklisch, und zwischen die *R* sind in der Regel mehr oder minder zahlreiche *IR* besonders im Analinterradius eingeschaltet. Solche oft bei einer Art variable Platten setzen sich über die Kelchdecke fort und machen sie zu einem festen, im Anal-

interradius oder zentral mit einer Afterröhre versehenen Gewölbe. Mund und Ambulakralfurchen liegen unter ihm (Fig. 152), doch lassen sich *O* und Deckplatten nicht selten als Teile des Deckgewölbes erkennen.

Die verzweigten, öfters in Zahl und Stärke der Äste variablen Arme sind mit *Pinnulae* besetzt und meistens zweizeilig, bei den geologisch ältesten Formen aber häufiger einzeilig.

† *Camerata*, deren Dorsalkapsel mit zahlreichen *IR* und *ICo* versehen ist (Fig. 153), finden sich besonders im mittleren Unterkarbon, aber auch schon im Untersilur, diejenigen aber, deren *IR* und *ICo* auf die Kelchdecke und höchstens noch den Analinterradius beschränkt sind (Fig. 154), im jüngeren Unterkarbon bis zum Obersilur. Die Formenmannigfaltigkeit ist eine sehr große und macht die Aufstellung von etwa 10 Familien nötig. Extrem spezialisiert sind aber nur wenige, wie † *Eucalyptocrinus* im Obersilur Westeuropas und Nordamerikas und im Devon der Rheinlande, der eine tief konkave Basis und an die zentrale hohe Afterröhre angelehnte Vertikalplatten hat, die auf *ICo* und *IDi* ruhen und Nischen für die Aufnahme von je zwei Armästen bilden.

Fig. 153.
† *Lobocrinus longirostris Hall* (*O.* † *Camerata*, † *Actinocrinidae*).
Unterkarbon, Burlington, Jowa (aus Wachsmut und Springer 1897).
Vorderseite $^1/_1$. *a* Afterröhre, *b* drei *Basalia*, *br* zweizeilige, z. T. unten abgebrochene Armäste mit *Pinnulae*, *c Costale*, *ir Interradiale*, *r Radiale*, *st* oberer Stielteil mit alternierenden Gliedern, *t* Kelchdecke.

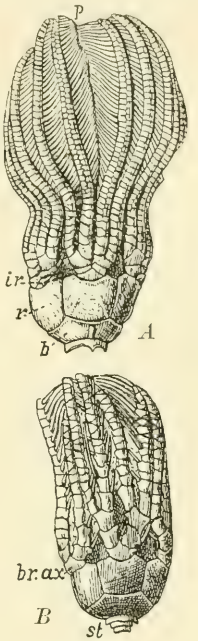


Fig. 154.
† *Platycrinus Huntsvillae Troost* (*O.* † *Camerata*, † *Platycrinidae*).
Unterkarbon (St. Louis-Kalk), Huntsville, Alabama (aus Wachsmut und Springer 1897).
A Krone eines erwachsenen Tieres $^1/_1$, *b* drei verwachsene *Basalia*, *r Radiale*, *ir Interradiale* nur zwischen Armbasen, Arme unten einzeilig, oben zweizeilig mit vielen *Pinnulae p*. *B* Krone eines jungen Tieres $^3/_1$, *st* oberste Stielglieder, Kelchplatten noch unverziert, *br.ax Brachiale axillare*, Armäste oben noch wechselzeilig.

2. Unterklasse. † Cystoidea.

Die ausschließlich paläozoischen Beutelstrahler haben ihren Namen von ihrem sehr häufig beutelförmigen Kelch (*Theca*), der in der Regel keine Grenze zwischen einer Decke und einer Dorsalkapsel erkennen läßt, sondern allseitig und zwar allermeist fest gepanzert ist, bald irregulär mit vielen, bald regelmäßig mit wenigen Kalktafeln, und der bald streng pentamer, bald zweiseitig symmetrisch bis ganz irregulär gebaut ist.

Aboral ist er seltener direkt, gewöhnlich mit einem einfachen, nie sehr langen Stiel festgeheftet, der oft aus runden Kalkgliedern besteht, oft zweireihig getäfelt und mit einem weiten Zentralkanal versehen ist und häufig spitz ausläuft.

Am oralen Pol befindet sich die Mundöffnung, von der in der Regel zwei bis fünf sehr verschieden lange Ambulakralfurchen ausstrahlen, die wohl stets von mehreren Reihen kleiner Kalktäfelchen begleitet bald der Kelchtafeldecke aufliegen, bald in sie eingefügt sind. Direkt am Mund, meistens aber an ihnen erheben sich in der Regel mehr oder minder zahlreiche einfache Ärmchen, die ein- oder zweireihig sind, und auf welche wahrscheinlich die Enden der Ambulakralfurchen verlaufen.

Interradial und gewöhnlich nicht weit vom Mund liegt der After, wie er in der Regel besonders und zwar häufig durch eine kleine Tafelpyramide geschützt.

Bei vielen Formen ist endlich eine verschieden große Zahl von Poren, schmalen Einfaltungen oder Kanälen in den Kelchtafeln vorhanden, die vielleicht zur Atmung oder zur Ernährung des Hautskeletts dienten.

Ist schon die Bedeutung mancher Einzelheiten auch vorzüglich erhaltener Skelette nicht sicher festzustellen, so sind in mehreren Gruppen noch besonders viele unvollkommen bekannte Formen vorhanden. Bau und Lebensweise sowie die zoologische Stellung und das System der *Cystoidea* ist deshalb noch ziemlich im unklaren, und die meistens und auch hier angenommene Einteilung in die Ordnungen † *Blastoidea*, † *Hydrophorida*, † *Carpoidea* und † *Thecoidea*, die vor allem auf der Struktur der Kelchtafeln beruht, ist wohl eine einseitige, aber noch nicht durch eine bessere zu ersetzen.

1. Ordnung. † Blastoidea.

Bei den Knospenstrahlern sitzt der Kelch wie bei den Seelilien gewöhnlich auf einem schlanken runden Stiel, der bis mehrere Dezimeter lang wird und keine oder höchstens am Unterende Cirren

besessen zu haben scheint. Der in der Regel knospenförmige Kelch hat meistens nur 1 bis 2, selten über 5 cm Durchmesser und besteht in der Hauptsache aus nur 13 unbeweglich durch Nähte verbundenen Tafeln, die in drei alternierenden Kreisen sehr regelmäßig fünfstrahlig angeordnet sind. Die *Basalia* allerdings sind durch Verwachsung auf zwei gleich große und eine kleine Tafel reduziert, und die fünf *Radialia* heißen hier Gabelstücke, weil ein medianer Einschnitt, dessen Tiefe und Breite bei den verschiedenen Formen sehr wechselt, ihren oberen Teil gabelig erscheinen läßt. Ihnen folgen die fünf interradialen *Deltoidea*, ungefähr dreieckige Platten, welche den zentralen Mund umgeben, der ganz fein getäfelt sein soll (Fig. 155, 156). Die relative Größe dieser Hauptplatten und damit ihr Anteil am Aufbau des Kelches und dessen Form kann je nach dem Lebensalter selbst bei einer Art etwas schwanken.

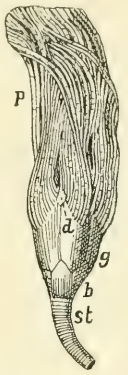
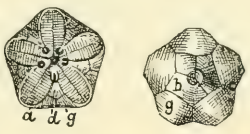


Fig. 156. † *Orophocrinus fusiformis Wachsmut u. Springer* (1890) († *Blastoidea*, † *Codasteridae*). Unterkarbon (Kinderhook-Stufe), Jowa. Krone mit oberem Stielteile, *b Basale*, *d* Deltoidstück, *g* Gabelstück, *p* Ärmchen (*Pinnulae*), *st* Stiel.

Die vom Mund ausgehenden fünf Ambulakralfelder nehmen die Einschnitte der Gabelstücke ein, die mit abgeschrägten Rändern versehen sind (Fig. 157). In jedem liegt eine schmale lange Platte, das Lanzettstück, welches fast stets von einem Achsenkanal durchzogen ist, der oral an der Naht je zweier Deltoide nach innen und zugleich in einen Ringkanal der Deltoide mündet. Falls er, wie vermutet wird, Nervenstränge enthielt, würde dies System im Gegensatz zu dem Achsenkanalsystem der Seelilien (s. S. 115 und Fig. 137, S. 113, Fig. 139, S. 115) oralwärts zentriert sein. Jederseits vom Lanzettstück, bei schmalen Ambulakralfeldern es oberflächlich überdeckend, liegt eine Reihe querer Poren- oder Seitenplättchen und daneben meist noch je eine Reihe winziger äußerer Seitenplättchen, und innen von ihm ist bei manchen Formen noch ein dünnes schmales Unterlanzettstück nachgewiesen, das nach der Ansicht einiger Forscher der Rest einer zusammengedrückten radialen Längsröhre ist.



A *B*

Fig. 155. † *Pentremites Godoni Defr.* (*O.* † *Blastoidea*, † *Pentremitidae*). Unterkarbon, Nordamerika (aus F. Römer 1852). *A* Oralseite, *B* Aboralseite $^1/_1$. *a* Ambulakralfeld, *b Basale*, *d* hinteres Deltoidstück, *g* Gabelstück.

Auf der Außenfläche des Feldes verläuft nun von jedem Mundeck aus eine seichte mediane Längsfurche, von der beiderseits sehr viele quere Seitenfurchen abgehen, wohl Ambulakralfurchen, welche wie so

oft bei Seelilien von Deckplättchen geschützt sind und sich wahrscheinlich auf die zahlreichen einfachen, zwei- oder wechselzeiligen Ärmchen fortsetzen, die am Ende jeder Seitenfurche gelenkten.

Dem Seitenrand jedes Ambulakralfeldes ungefähr parallel laufen endlich jederseits bei manchen primitiveren Formen Schlitze, die sehr tiefe, schmale Einstülpungen der Platten sind (Fig. 159*B*, S. 127), bei differenzierten Formen aber durch ein Bündel seitlich platter Kalkröhren vertreten sind. Letztere haben innen von den Seitenplättchen einen gemeinsamen Längskanal, der einerseits zwischen jenem und dem Seitenrand des Ambulakralfeldes in Poren, anderseits oben neben dem Mund in einer Endöffnung, *Spiraculum*, nach außen sich öffnet (Fig. 157). Je zwei *Spiracula* zweier benachbarter Felder münden übrigens manchmal gemeinsam und im hinteren Interambulakrum auch noch mit der Afteröffnung zusammen, die fein getäfelt sein soll (Fig. 155*A*, S. 125). Das eigentümliche System dieser Schlitze oder Röhren, deren Zahl selbst bei einer Art schwankt, läßt sich noch am besten mit den *Bursae* der Schlangensterne vergleichen und wäre demnach mit

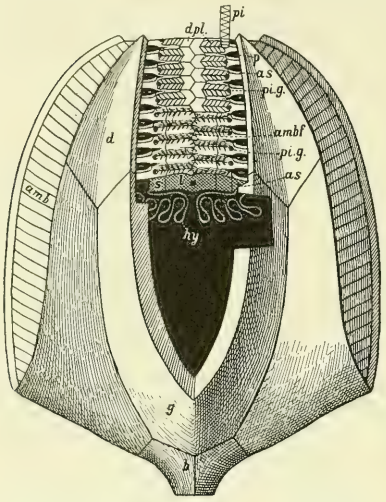


Fig. 157. † *Pentremites Godoni Defr.* (*O.* † *Blastoidea*, † *Pentremitidae*).

Unterkarbon, Nordamerika. Kelchschema, stark vergr. (abgeändert aus Oehlert 1896).

Das zugewandte Ambulakralfeld ist aboralwärts immer mehr abgedeckt gedacht, unten leer und ein Teil seiner Seitenränder eingeschnitten, um auch seinen Querschnitt zu zeigen, das Unterlanzettstück ist weggelassen. *ambf* Ambulakralfurche, *as* äußere Seitenplättchen, *b Basale*, *d Deltoideum*, *dpl* Deckplättchen der Ambulakralfurche und ihrer queren Seitenfurchen, *g* Gabelstück (*Radiale*), *hy* Hydrospiren-Querschnitt, *l* Lanzettstück mit Achsenkanal, *p* Poren, *pi* wechselzeiliges Ärmchen (*Pinnula* genannt), *pi.g.* Gelenkgrube für ein solches, *s* Seitenplättchen.

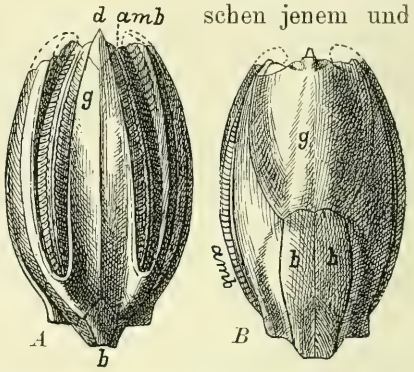


Fig. 158. † *Eleutherocrinus Cassedayi Schum. et Yandell* (*U. O.* † *Blastoidea irregularia*, † *Eleutherocrinidae*).

Ältestes Oberdevon (Hamilton-Stufe), Ontario (aus Whiteaves 1889).

A von der rechten Vorderseite, *B* von der linken Hinterseite $^2/_1$. *amb* Ambulakralfeld, *b* zwei große und ein kleines *Basale*, *d* Deltoidstück, *g* Gabelstück, in *A* hoch, in *B* breit und nieder, hier das kurze Ambulakralfeld tragend.

Atmungs- und Geschlechtsorganen in Zusammenhang zu bringen, weshalb man sie Hydrospiren nennt.

Wenige sehr seltene Genera im Unterkarbon Europas und im Devon Nordamerikas zeichnen sich durch ein kurzes breites Ambulakralfeld gegenüber vier schmalen, also durch eine Störung der fünfstrahligen Symmetrie, sowie durch den Mangel eines Stieles aus (Fig. 158). Diesen *Irregulares* steht die größere Zahl der *Regulares* gegenüber, die im Oberkarbon von Australien und wohl auch von Timor, vor allem aber im Unterkarbon und auch im Devon Europas und Nordamerikas und im Obersilur des letzteren sich finden.

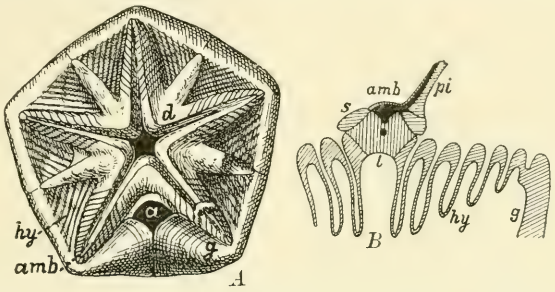


Fig. 159. † *Codaster trilobatus Mac Coy.* (*O.* † *Blastoidea*, † *Codasteridae*).

Unterkarbon (Kohlenkalk, Lancashire), England (aus Etheridge und Carpenter 1886).

A platte Oralseite $^3/_1$. *a* After, *amb* Ambulakralfeld, *d* Deltoidstück, *g* Oralteil eines Gabelstückes, *hy* Hydrospiren, die außer im hinteren Interradius die Naht der Deltoid- und Gabelstücke überqueren. *B* vergrößerter schematischer Querschnitt eines Ambulakralfeldes und Umgebung. *amb* Ambulakralfurche mit Deckplättchen, *hy* Hydrospiren im Gabelstück *g*, *l* Lanzettstück mit Achsenkanal, *pi* Ärmchen (*Pinnula*), *s* Seitenplättchen.

Sie werden vor allem nach der Ausbildung der Hydrospiren und *Spiracula* in mehrere kleine Familien eingeteilt, von welchen die † *Codasteridae* (Fig. 156, S. 125, u. 159) wegen ihrer schlitzförmigen Hydrospiren, die † *Pentremitidae* (Fig. 155, S. 125, u. 157) mit nur fünf Spiracularmündungen und meist röhrenförmigen Hydrospiren wegen ihres Arten- und Individuenreichtums erwähnenswert sind.

Die Gattung † *Blastoidocrinus Billings* endlich, die im Untersilur Nordamerikas, vielleicht auch der russischen Ostseeprovinzen vorkommt, weicht von typischen regulären † *Blastoidea*, welchen sie äußerlich gleicht, so ab, daß für sie eine besondere Ordnung † *Parablastoidea* errichtet wurde. Bei ihr schieben sich nämlich zwischen die nicht gegabelten *Radialia* einerseits und die großen *Deltoidea* und die Ambulakra andererseits zahlreiche kleine Platten ein, und die Hydrospiren verlaufen in parallelen Furchen der Innenseite der Deltoide von den Poren der Ambulakralfelder bis zu solchen am Unterrande der Deltoide. In den Ambulakralfeldern fehlt eine Lanzettplatte, dafür sind sie über den Deckplättchen von einer Längsreihe von je drei Platten überdacht, die von den Strahlen einer fünfstrahligen Platte ausgehen,

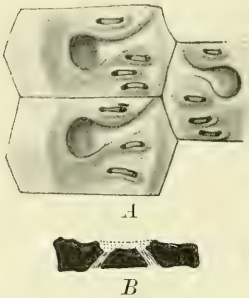


Fig. 160. † *Dactylocystis Schmidti Jäkel* (1899) (*U. O.* † *Diploporita*).

Mittleres Untersilur, Estland. *A* einige Tafeln mit Doppelporen, welche Ambulakralfurchen und an deren Enden Gelenke für Ärmchen tragen, vergr., *B* Querschnitt einer solchen Tafel durch eine Doppelpore, die außen in einem vertieften Höfchen mündet, ca. $^6/_1$.

welche über dem Mund liegt. Der After der merkwürdigen Form ist unbekannt.

2. Ordnung: †Hydrophorida.

Die in der Regel kugel- oder beutelförmigen Kelche der † *Cystoidea* im engeren Sinne besitzen fast stets einen Stiel aus gewöhnlich ringförmigen Gliedern. Sie haben meistens nur ein bis zehn Zentimeter Durchmesser und sind allseitig fest gepanzert entweder mit einem Pflaster sehr zahlreicher, irregulär gestalteter und angeordneter Platten oder mit wenigen größeren Platten, die in meist fünfzähligen Kränzen angeordnet und sechseckig sind.

Charakteristisch ist für die Gruppe, daß alle oder doch einige Platten Poren tragen, die entweder paarweise verstreut (Doppelporen, Fig. 160) oder längs den Seiten von Rhomben liegen, deren einen Durchmesser stets eine Tafelgrenze bildet, wobei quer zu ihr tiefe, sehr schmale Einfaltungen oder tangential in der Skelettmittelschicht verlaufende Kanäle je zwei Poren verbinden (Porenrauten, Fig. 161). Da die äußeren Porenmündungen manchmal durch eine dünne Kalkdeckschicht verschlossen sind, welche die Platten oft überkleidet (Fig. 164*B*, S. 131), ist die Bedeutung der Organe schwer zu ver-

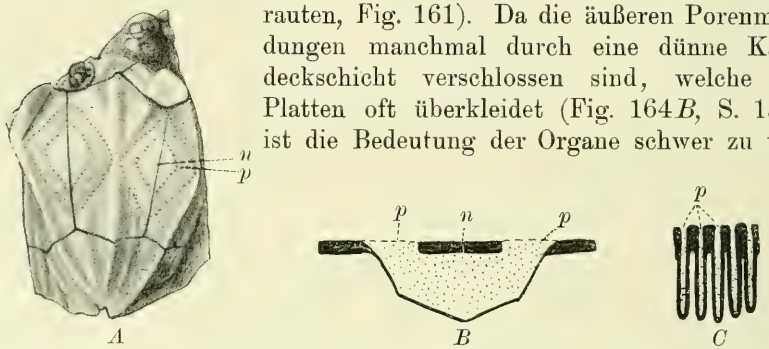


Fig. 161. † *Chirocrinus cfr. sculptus F. Schmidt* (*U. O.* † *Rhombifera*).

Unteres Untersilur, Pawlowsk bei Petersburg (aus Jäkel 1899).
A Oberer Teil der Kapsel mit zwei Porenrauten $^4/_1$, *B* vergrößerter schematischer Querschnitt durch eine Porenraute (senkrecht zur Tafelnaht), *C* derselbe parallel einer Seite der Porenraute. In *B* und *C* sind die Tafeln schwarz gezeichnet, *n* Naht, *p* Porenschlitz.

stehen, wenn auch die Schlitze mancher Porenrauten den Vergleich mit den Hydrospiren gewisser † *Blastoidea* nahelegen (Fig. 159, S. 127).

Die anscheinend stets mit Deckplättchen versehenen Ambulakralfurchen erstrecken sich oft direkt am Mund auf zwei bis fünf größere oder mehrere kleinere Arme, die, soweit beobachtet, zweizeilig sind,

aber keine Äste oder *Pinnulae* besitzen. Oft aber befinden sich solche Arme als kleine und zahlreiche Fortsätze an den Enden von zwei bis fünf Ambulakralfurchen, die manchmal bei einer Art variabel und meistens verzweigt mehr oder weniger weit auf der Tafeldecke verlaufen. Die Fünfzähligkeit des Ambulakralsystems ist hier also gewöhnlich nicht ausgeprägt.

Das getäfelte, fast immer kleine Afterfeld (Periprokt) liegt interradial allermeist in einiger Entfernung von dem Mund. Zwischen beiden sind in der Regel noch ein oder zwei kleine Öffnungen vorhanden, die als Genital- und Steinkanalmündungen gedeutet werden, da man annimmt, daß hier wie bei den meisten Echinodermen und wie bei der *Antedon*-Larve der Steinkanal einfach nach außen mündete, und die Geschlechtsorgane sich nicht wie bei den *Crinoidea* auf Armästchen erstreckten (Fig. 162).

Die zahlreichen Vertreter dieser eigentümlichen Echinodermen, welche nach der Ausbildung der Poren in zwei Unterordnungen † *Diploporita* und † *Rhombifera* zerfallen, fand man bisher fast nur im Devon und Silur Europas und Nordamerikas und im Untersilur von Hinterindien, im Kambrium aber sind sie noch nicht sicher nachgewiesen.

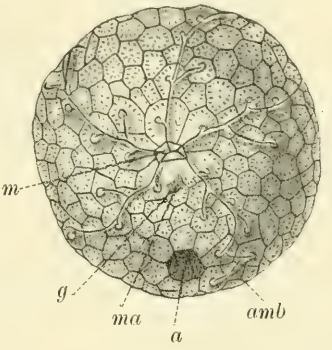


Fig. 162.

† *Glyptosphaerites Leuchtenbergi Ang.* (*U. O.* † *Diploporita*).

Unteres Untersilur, St. Petersburg (aus Jäkel 1899).

Oralseite $^1/_1$. *a* Afteröffnung (Tafeln verloren), *amb* Ambulakralfurchen mit Höckern für die unbekannten Ärmchen an den Enden ihrer Seitenäste, *g*? Genitalporus, *ma*? Madreporenplatte (Steinkanalmündung), *m* getäfeltes Mundfeld.

Die **Unterordnung** † ***Diploporita*** umfaßt nur Formen, deren Doppelporen bald regellos verteilt, bald auf bestimmte Platten beschränkt sind und außen meistens in einem vertieften Höfchen münden (Fig. 160). Sie sind zum größeren Teile ungestielt, und die Ansatzstellen der zwei bis zahlreichen schwachen Arme, die nur bei einigen Genera gut bekannt sind, ebenso wie die fünf Ambulakralfurchen befinden sich fast immer direkt auf den Kelchplatten. Obwohl die allermeisten deutlich fünfteilig gebaut sind, umschließen letztere zahlreich und irregulär den kugeligen oder sackförmigen Kelch (Fig. 162), bei manchen Genera aber sind sie unter den Ambulakren besonders differenziert (Fig. 160 *A*). Zwischen dem kleinen After und der ebenfalls getäfelten Mundöffnung findet sich stets ein kleiner (?) Genitalporus und öfters noch eine (?) Steinkanalmündung (Fig. 162).

Die allermeist seltenen Formen kennt man nur aus dem Unterdevon

Mitteleuropas, dem Silur Europas, dem Obersilur Nordamerikas und dem Untersilur von Birma in Hinterindien, und man unterscheidet vor allem nach der Ausbildung der ambulakralen Organe mehrere kleine Familien. Davon nimmt der untersilurische † *Aristocystites* (Fig. 163) nebst Verwandten eine isolierte Stellung ein, denn er zeigt nicht nur im Gegensatz zu fast allen übrigen † *Diploporita* keine Pentamerie und keine Ambulakralfurchen, sondern auch keine eigentlichen Doppelporen. Vielmehr haben seine Poren, die auf dem sackförmigen direkt aufgewachsenen Kelch ganz regellos verteilt sind, meistens paarweise unter einer äußeren Deckschicht eine Verbindung durch tangentiale Kanälchen, also ähnlich wie je zwei Poren vieler † *Rhombifera*.

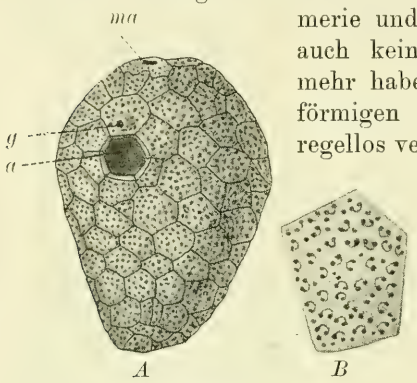


Fig. 163.

† *Aristocystites bohemicus Barr.* (1887) (*U. O.* † *Diploporita, Tribus* † *Amphoridea*). Untersilur, Böhmen.

A Vollständiges Exemplar von hinten $^1/_1$, zeigt die Poren, da die äußere Deckschicht zerstört ist, *a* After ohne Tafelpyramide, *g* ? Genitalporus, *ma* spaltförmige ? Steinkanalöffnung dicht an dem ebenfalls spaltförmigen Mund. *B* eine Tafel vergr., ohne äußere Deckschicht, zeigt hufeisenförmige Tangentialkanälchen zwischen je zwei Poren.

Auch ganz irregulär in der Verteilung der Doppelporen und der Täfelung ist der gleichalterige † *Glyptosphaerites* Europas, der aber gestielt und mit fünf Ambulakralfurchen versehen ist (Fig. 162).

Andere Genera zeigen noch längere und spezialisierte Ambulakralfurchen. Besonders bemerkenswert ist der auch im Untersilur der russischen Ostseeländer vorkommende † *Asteroblastus* wegen seiner äußeren Ähnlichkeit mit † *Blastoidea*, während † *Gomphocystites*, der im Obersilur Gotlands und Nordamerikas gefunden ist, sich von † *Thecoidea* fast nur durch seine Doppelporen und den vermuteten Besitz vieler Ärmchen unterscheidet.

Die Angehörigen der formenreicheren **Unterordnung** † ***Rhombifera*** sind nicht nur im Silur Europas und Nordamerikas und im Untersilur von Birma, sondern wahrscheinlich auch im Devon und Oberkambrium Europas vertreten und durch den Besitz von Porenrauten an allen oder nur an einigen bestimmten Tafeln ausgezeichnet (Fig. 161, S. 128, und 164). Auch ist für sie charakteristisch, daß die zahlreichen oder wenigen und dann längeren Arme wie die zwei bis fünf Ambulakralfurchen immer mit besonderen Tragplatten den Kelchtafeln auf- oder eingelagert sind, und daß allermeist ein Kranz von vier basalen Tafeln sowie ein Stiel entwickelt ist. Er hat in

der Regel einen weiten Achsenkanal und besteht aus Ringgliedern, die fernrohrartig ineinandergreifen.

Nach den Verhältnissen der Kelchkapsel, vor allem der Ambulakra, die hier häufig keine Fünfstrahligkeit zeigen, nach der Anordnung, Zahl und Ausbildung der Tafeln und auch der Porenrauten, unterscheidet man mehrere, meist kleine Familien.

Der Vertreter einer solchen ist †*Echinosphaerites* (Fig. 164), der im Untersilur Europas häufig ist und äußerlich gewissen gleichalterigen †*Diploporita* (†*Sphaeronites*) gleicht. Er nimmt eine etwas isolierte Stellung ein, nicht nur durch seine regellose Täfelung und geringe Stielentwicklung, sondern vor allem, weil seine überall vorhandenen Porenrauten nicht durch Falten, sondern durch Tangentialkanäle gebildet werden.

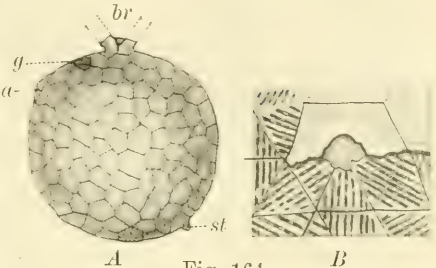


Fig. 164.

A † *Echinosphaerites aurantium Gyllenh.* (*U. O.* † *Rhombifera*).

Untersilur, Estland (aus Jäkel 1899). Vollständiges Exemplar seitlich $^1/_1$, nur Arme *br* und Stiel *st* fehlen, *a* After, *g* ? Genitalporus.

B † *Echinosphaerites infaustus Barr.* (1887).

Untersilur, Böhmen.

Einige Tafeln vergr., durch teilweisen Verlust der dichten Deckschicht mit ihren Anwachslinien sind die Tangentialkanäle der Porenrauten sichtbar.

Alle übrigen †*Rhombifera* haben weniger Tafeln, die in häufig fünfteiligen Kränzen angeordnet sind, und Faltenporenrauten, welche außer bei den †*Caryocrinidae* auf einige Tafeln beschränkt sind und in ihrer Zahl und Ausbildung bei verschiedenen Genera, manchmal sogar bei einem wechseln. Die eben genannte Familie, die im Silur Europas und Nordamerikas wie im Untersilur Hinterindiens verbreitet ist, ist auch insofern bemerkenswert, als ihre Angehörigen, abgesehen von den Porenrauten und den nicht fünfzähligen Armen, gewissen *Crinoidea* †*Camerata* gleichen. Der untersilurische †*Pleurocystites* dagegen, der durch den Besitz von nur zwei Armen und ein abnorm großes, fein getäfeltes Afterfeld sich auszeichnet, ist gewissen verzerrten †*Carpoidea* ähnlich, und †*Cystoblastus*, der nur im Untersilur der russischen Ostseeprovinzen gefunden worden ist, gleicht in der Gesamtform wie in vielen Einzelheiten den †*Blastoidea* und dem Diploporiten †*Asteroblastus*. Endlich sind noch †*Callocystites* (Fig. 165)

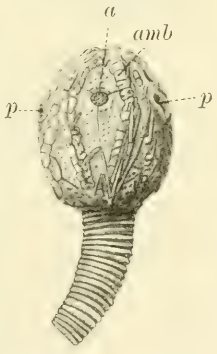


Fig. 165. † *Callocystites Jewetti Hall* (*U. O.* † *Rhombifera*).

Obersilur (Rochester-Schiefer), Ontario (aus Schuchert 1904).

Fast vollständiges Exemplar von hinten $^3/_4$. *a* After. *amb* lange verzweigte Ambulakralfurche, die mit besonderen Tragtäfelchen und Armresten auf den Kelchtafeln liegt, *p* Porenraute.

und seine zahlreichen Verwandten im Obersilur Europas und Nordamerikas zu erwähnen, deren stark entfaltete, mit vielen Ärmchen besetzte Ambulakren auch bei gewissen †*Diploporita* ihr Gegenstück finden. Es zeigen also fast alle wichtigeren Formen der †*Rhombifera* Beziehungen zu Angehörigen verschiedener Gruppen der *Pelmatozoa*, was teils auf nur äußerlicher Ähnlichkeit teils aber auch auf wahrer näherer Verwandtschaft beruhen dürfte.

3. Ordnung: † Carpoidea.

Mehrere noch unvollkommen bekannte *Pelmatozoa* des Silurs und Kambriums von Europa und Nordamerika werden als *Carpoidea* zusammengefaßt. Sie zeigen keine Fünfstrahligkeit, sondern meistens eher eine zweiseitige Symmetrie. Ihre Kapsel, die höchstens $^1/_2$ dm Durchmesser erreicht, ist mit einem Pflaster dichter oder fein poröser Tafeln von sehr wechselnder Größe und Zahl gepanzert. Manchmal ist die Täfelung teilweise eine lockere, und nicht selten ist die Kapsel senkrecht zur Symmetrieebene abgeplattet und vorn und hinten verschieden getäfelt, wobei sich dann besondere Randplatten unterscheiden lassen (Fig. 166).

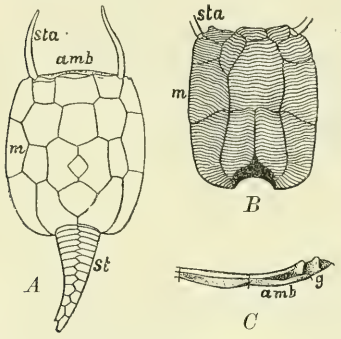


Fig. 166. †*Placocystites forbesianus de Koninck* (*O.* † *Carpoidea*).
Obersilur (Wenlock-Stufe), Dudley, England (aus Jäkel 1900 und H. Woodward 1880). *A* gewölbte Seite, in der zentralen Platte liegt wahrscheinlich die Afteröffnung, *B* konkave Seite, beide etwas restauriert. *C* Hälfte der oralen Seite eines wohl flach gedrückten Exemplars vergr. *amb* ? Ambulakralrinnen, die sich wohl auf die bei *g* gelenkenden Stacheln *sta* fortsetzen, *st* getäfelter Stiel, *m* Randplatte

Der deutlich abgesetzte Stiel, der anscheinend nie lang ist und spitz zuläuft, ist meistens symmetrisch zweizeilig oder irregulär getäfelt, also innen hohl.

Seiner Ansatzstelle entgegengesetzt dürften die Mund- und öfters auch die Afteröffnung sich befinden, welch letztere allerdings bei einigen wenigen Formen weiter unten am Kelch gelegen zu haben scheint. In einigen Fällen lassen sich zwei vom Mund ausgehende Ambulakralfurchen nachweisen, die sich wahrscheinlich auf ein oder zwei Fortsätze, die als Arme funktionierten, oder auf kleine Arme erstreckten.

An solche *Carpoidea*, die sich nach ihrer Form und Täfelung in mehrere kleine Familien einteilen lassen, schließen sich wohl noch die †*Eustelea* an, die weniger vom Typus der *Pelmatozoa* abweichen. Denn bei ihnen besteht der Stiel aus runden Scheibengliedern und der meist kugelige Kelch ist dicht und fest gepanzert, der getäfelte

After liegt nahe am Mund, und von diesem gehen mehrere oberflächliche Ambulakralfurchen oder Ärmchen aus. Ob zu den wenigen Formen, die im Untersilur Europas und Nordamerikas verbreitet sind, auch der gleichalterige † *Cryptocrinus* gehört, ist fraglich, da seine dichten Tafeln deutlich fünfzählig angeordnet sind.

4. Ordnung: † Thecoidea.

Streng fünfstrahlig gebaute Formen bilden eine letzte Ordnung. Ihr kugel-, sack- oder scheibenförmiger Körper ist mit der Aboralseite direkt der Unterlage, und zwar nicht selten *Brachiopoden*-Schalen aufgewachsen und irregulär mit vielen dichten Täfelchen locker, schuppig oder pflasterartig gepanzert. Von dem zentralen Mund gehen auf der Oralseite außen auf der Tafeldecke fünf einfache Ambulakralfurchen aus, die besonders bei geologisch jüngeren Arten im erwachsenen Zustande länger und dann geschwungen sind und die von zwei Reihen alternierender Deckplättchen geschützt sind, welche auch öfters den Mund über-

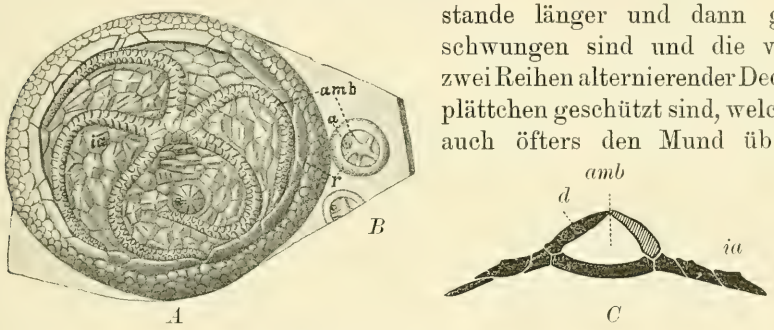


Fig. 167. † *Agelacrinus hamiltonensis Vanuxem* (*O.* † *Thecoidea*).
Devon, Nordamerika (aus Clarke 1901).
Oralseite ein wenig schematisiert. *A* erwachsenes, *B* junges Tier. *a* After getäfelt, *amb* Ambulakralfurchen, in der Jugend noch gerade, wie der Mund von Deckplättchen geschützt, *ia* unregelmäßige Interambulakraltafeln, *r* feste große und kleine schuppige Randplatten. *C* schematischer Querschnitt eines Ambulakrums vergr. (abgeändert aus Jäkel 1899). *amb* Ambulakralfurche, *d* Deckplättchen mit dem schraffierten alternierend, *ia* schuppenförmige Interambulakraltäfelchen.

deckend nachgewiesen wurden (Fig. 167). Besteht hierin eine Übereinstimmung mit manchen *Crinoidea* und *Cystoidea*, so ist keine Spur von Armen vorhanden und außer der Mundöffnung nur der getäfelte After, der interradial auf der Oralseite liegt. Die Genitalorgane waren also wohl auf das Körperinnere beschränkt, ein Genital-, wie ein Steinkanalporus ist aber nicht vorhanden.

Von den wenigen Formen, die im Karbon bis Silur von Europa und Nordamerika und im mittleren Kambrium des ersteren sich finden, weicht der untersilurische † *Edrioaster* nebst wenigen Verwandten darin etwas ab, daß die Aboralseite, bis auf welche die langen Ambulakra reichen, nicht direkt aufgewachsen war. Vor allem aber sind

hier die unter den Ambulakralfurchen befindlichen Platten nicht einreihig, sondern wie die *Ambulacralia* mancher paläozoischen Seesterne angeordnet, indem zwei Reihen alternierend aneinanderstoßen, und zwischen je zwei Platten jeder Reihe eine Pore ist. Die Organisation und systematische Stellung aller dieser armlosen Formen bedarf also noch näherer Aufklärung, denn es ist sehr fraglich, ob sie bei *Pelmatozoa* einzuordnen sind.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Pelmatozoa.

Abgesehen von ganz seltenen *Larviformia* leben jetzt nur *Articulata*, von welchen bloß die vagilen *Comatulidae* einen größeren Arten- und Individuenreichtum entfalten und einige gestielte Bewohner tieferer Regionen lokal häufig sind.

Schon bei lebenden Tieren lösen sich Teile des Stieles und die Arme öfters leicht ab, und nach dem Tode fallen die nicht verschmolzenen Kalkglieder und -tafeln in der Regel auseinander, deshalb sind ganze fossile Skelette große Seltenheiten. Sehr häufig sind in manchen Schichten nur isolierte Stielglieder, viel seltener schon Dorsalkapseln, und am hinfälligsten sind natürlich die zarten Armästchen, die *Pinnulae* und *Cirri* sowie die Deckplättchen und andere lockere Täfelchen der Kelchdecke. Letztere ist überdies bei vollständigen Kronen durch die meistens zusammengefalteten Arme in der Regel verdeckt. Wohlerhaltene *Pelmatozoa* kommen deshalb nur in bestimmten Schichten an gewissen Lokalitäten häufiger vor, und ihre Vorgeschichte ist also nur unvollkommen bekannt.

Im Tertiär fand man nur wenige Arten einiger Familien der *Articulata* in unvollständigen Resten, z. B. Stielglieder von *Pentacrinidae*, und zwar fast nur in Seichtwasserablagerungen Italiens und Südfrankreichs, also im Mittelmeergebiet, wo jetzt nur noch *Comatulidae* vorkommen. Im europäischen Mesozoikum aber ist die Zahl der bekannten Angehörigen dieser Ordnung, zu der im oberen Jura Mitteleuropas einige wenige *Larviformia* kommen, nicht unerheblich, und im Jura wie in der mittleren Trias sind öfters ganze Kalkbänke aus zerfallenen Stielen und Armen zusammengesetzt. Dabei zeigen sich beachtenswerte Anpassungen an die verschiedenste Lebensweise, denn manche Seelilien, wie z. B. die oberjurassischen † *Eugeniacrinidae* und † *Plicatocrinidae* finden sich besonders in den an Kieselschwämmen reichen Schwammriffen, andere wie † *Apiocrinus* häufig in Korallenkalken, überhaupt die meisten in Seichtwasserablagerungen. Die *Comatulidae* gehörten wohl wie jetzt zum vagilen Benthos, der gegenwärtig nur im tiefem Wasser lebende *Pentacrinus* aber kommt

im Lias, wo er besonders häufig ist, manchmal an Treibholzstämmen angeheftet vor, ist also dann dem Pseudoplankton zuzurechnen, und † *Uintacrinus* wie vielleicht auch † *Marsupites* in der oberen Kreide, vor allem aber † *Saccocoma* im obersten Jura lebten sehr wahrscheinlich planktonisch.

In der Trias jedoch sind nur gestielte Formen gefunden, und zwar sind außer dürftigen Resten von *Pentacrinidae* und *Apiocrinidae* sowie † *Encrinidae* in den Alpen letztere häufig in der mittleren germanischen Trias (Muschelkalk, Fig. 168). Sie waren also in dem damaligen Binnenmeere im Gegensatz zu vielen anderen marinen Tiergruppen anscheinend besser entfaltet als in dem großen Mittelmeer (Tethys-Ozean).

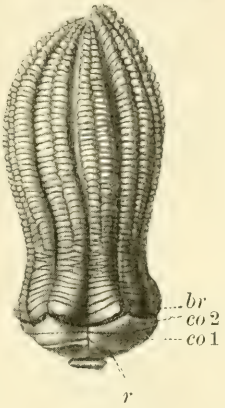


Fig. 168.
† *Encrinus liliiformis* *Miller* (*O. Articulata*, † *Encrinidae*).
Mittlere Trias (Muschelkalk), Braunschweig (aus Philippi 1903 nach Jäkel). Krone mit Stieloberende. *r Radiale*, *co* 1, 2 *Costalia*, *br Brachialia*.

Noch weniger weiß man von den *Pelmatozoa* der unteren Trias, des Perms und Oberkarbons, denn aus Europa kennt man fast nur dürftige fragliche Reste von † *Cyathocrinidae* (Fig. 147, S. 120) aus dem oberen Perm (Zechstein) und nur aus dem Permokarbon Südasiens und Australiens bessere und zahlreichere Reste von † *Fistulata* und vielleicht auch einen jüngsten † *Blastoideen*.

Im mittel- und besonders im unterkarbonischen Kohlenkalke Europas und Nordamerikas beginnt aber eine staunenswerte Fülle von *Pelmatozoa* uns entgegenzutreten, indem hier nicht nur die † *Fistulata* und † *Camerata*, sondern auch die † *Flexibilia* und † *Blastoidea regularia* besonders stark und auch die *Larviformia* und wenige † *Thecoidea* vertreten sind. Alle waren wie überhaupt die paläozoischen *Pelmatozoa* Bodenbewohner, und zwar fast sämtliche festgeheftet oder doch mit dem Stiel verankert in meist seichtem oder nur mäßig tiefem Wasser. Manche devonische und silurische *Crinoidea* lebten sogar direkt an Korallenriffen.

Im Devon besonders Westeuropas und der Vereinigten Staaten von Nordamerika sind die *Crinoidea* noch reicher vertreten, † *Blastoidea* allerdings nicht so stark wie im Unterkarbon. Dafür finden sich einige † *Thecoidea* und im Unterdevon auch wenige † *Hydrophorida* und ein jüngster Vertreter der † *Carpoidea*. Am Mittelrhein kann man in dieser Formation deutlich Bewohner verschiedener Fazies unterscheiden, einerseits solche bewegten Seichtwassers, dick gepanzerte plumpere Formen wie † *Cupressocrinus* († *Larviformia*), anderer-

seits in den Schiefern bei Bundenbach dünnwandige *Larviformia* und † *Fistulata*, die wohl in stillem, tieferem Wasser lebten.

Im Obersilur, speziell von England, Gotland, Böhmen und in den Vereinigten Staaten von Nordamerika sind † *Fistulata* und † *Camerata* ebenfalls sehr reich entwickelt, und hier finden sich auch die ältesten *Larviformia* und † *Blastoidea*, daneben auch mehrere † *Hydrophorida*, † *Carpoidea* und † *Thecoidea*.

Im Untersilur aber kommen in Europa nur wenige † *Fistulata* und † *Camerata* und ein ältestes Genus der † *Flexibilia* vor, in Nordamerika jedoch sind erstere beide besser vertreten, und dort ist auch der den † *Blastoidea* nahe stehende † *Blastoidocrinus* lokal nicht selten. Dafür sind in den Ostseeländern, Böhmen, Wales und Nordamerika † *Hydrophorida*, † *Carpoidea* und † *Thecoidea* reich entwickelt, erstere auch in Birma anscheinend nicht selten und manche gesellig lebende lokal sogar in großer Individuenzahl vorhanden.

Diese Gruppen sind es auch, die noch bis in das Mittelkambrium zurück neben dürftigen Resten von *Crinoidea* allerdings größtenteils nur in Steinkernen und Abdrücken oder in isolierten Resten sich nachweisen lassen.

Darnach war der Höhepunkt der *Pelmatozoa* schon in der Zeit vom Unterkarbon bis zum Untersilur, nur die † *Articulata* blühten erst im mittleren Mesozoikum. Die anderen *Crinoidea* dagegen hatten ihre Hauptentfaltung im Unterkarbon bis zum Obersilur, die † *Blastoidea* in ersterem und die übrigen † *Cystoidea* sogar schon im Untersilur.

Manche Genera der fossilen *Pelmatozoa* scheinen wie einige rezente eine sehr weite geographische Verbreitung gehabt zu haben, andere aber auf bestimmte Gegenden beschränkt gewesen zu sein. Viele sind auch sehr langlebig; so lassen sich mehrere rezente bis in den Jura zurückverfolgen, und † *Cyathocrinus* († *Fistulata*) wie † *Agelacrinus* († *Thecoidea*) ist vom Karbon bis zum Silur verbreitet; sehr viele haben aber auch ein zeitlich sehr beschränktes Vorkommen wie die triassischen † *Encrinidae* und vor allem spezialisierte Formen wie die devonischen † *Cupressocrinidae* (*Larviformia*), die obersilurischen † *Crotalocrinidae* († *Fistulata*), die eigentümlichen mesozoischen † *Saccocoma*, † *Marsupites* und † *Uintacrinus* und sehr viele † *Cystoidea*. Doch ist dabei unsere noch sehr vom Zufall abhängige Kenntnis der Verbreitung seltenerer Fossilien in Rücksicht zu ziehen.

Bei solchen Verhältnissen und nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens kann ein Stammbaum der *Pelmatozoa* auf Grund der fossilen Reste nicht sicher aufgebaut werden, immerhin lassen sich wichtige

Grundzüge ihrer Entwicklung und eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten doch schon feststellen.

So waren die *Pelmatozoa* ursprünglich offenbar alle marine Bodenbewohner und direkt oder mit einem Stiel festgeheftet, der zuerst einen weiten Zentralkanal besessen zu haben und getäfelt gewesen zu sein scheint. Erst bei den mesozoischen † *Articulata* bildete sich eine vielseitigere Lebensweise aus, hier findet sich auch erst eine häufige Reduktion des Stieles, daneben aber auch manchmal eine besondere Verlängerung wie bei manchen † *Pentacrinidae*. Bei ihnen kann er nämlich viele Meter lang werden, während er im Paläozoikum selten über ein oder höchstens drei Fuß lang gefunden wird.

Der Kelch zeigt schon im Silur seine größte Mannigfaltigkeit, und es ist höchst bemerkenswert, daß im Untersilur wie im Kambrium fast nur *Pelmatozoa* mit sehr vielen Kelchtafeln vorhanden sind, daß die meisten regellos oder doch nicht streng fünfzählig getäfelt sind, und keine scharfe Trennung einer Kelchdecke von der Dorsalkapsel erkennen lassen. Die Fünfstrahligkeit tritt zunächst in den Ambulakren hervor, und zwar sowohl bei Formen ohne Arme, den † *Thecoidea*, oder mit schwachen kleinen Ärmchen, den † *Blastoidea*, als bei den *Crinoidea* mit relativ starken Armen. Doch herrschen unter letzteren im Paläozoikum Formen weitaus vor, bei welchen durch Entfaltung von *Interradialia analia* eine zweiseitige Symmetrie noch deutlich ist. In manchen kleinen Stammreihen läßt sich eine allmähliche Reduktion dieser Tafeln verfolgen, aber erst im Mesozoikum treten sie ganz zurück, und von da ist eine strenge Pentamerie auch der Kelchbasis Regel, und hier werden fünfkantige Stiele häufig. Auch ist zu erwähnen, daß man im Paläozoikum viele *Crinoidea* mit wohlentwickelten *Infrabasalia* kennt, vom Mesozoikum an aber fast nur solche mit winzigen und offenbar in Reduktion begriffenen.

Erst vom Mesozoikum an findet man endlich fast nur schwach oder kaum getäfelte Kelchdecken, während noch im jüngeren Paläozoikum wenigstens eine dünne Täfelung Regel ist. Demnach scheint die Entwicklung der *Crinoidea* vor allem auf eine starke Reduktion der Zahl der Kelchtafeln, eine Rückbildung der Panzerung der Oralseite und zugleich auf eine Herausbildung strenger Pentamerie hinauszulaufen, die aboralwärts vorschreitet.

Es ist jedoch hervorzuheben, daß die *Larviformia* mit ihrer geringen Tafelzahl, ihren großen *Oralia* und ihrer, abgesehen von der Basis, wohl ausgebildeten Pentamerie schon im Devon am besten entfaltet sind und vielleicht nur infolge ihrer meist sehr geringen Größe sich bloß bis in das Obersilur zurückverfolgen lassen.

Was die Arme anlangt, so zeigen auch sie im älteren Paläozoikum die größte Mannigfaltigkeit. Neben sehr schwachen Ärmchen vieler † *Hydrophorida* und den zarten Anhängen der † *Blastoidea* treten hier wenige einfache, lange Arme auf wie bei manchen † *Hydrophorida* und den *Larviformia*, aber auch außerordentlich und mannigfach verzweigte wie die vieler † *Fistulata* und † *Camerata*; Formen mit und ohne *Pinnulae* finden sich unter den *Crinoidea*, während vom Mesozoikum an erstere weitaus vorherrschen.

Ein-, wechsel- und zweizeilige Arme kennt man schon aus dem Untersilur, und wenn auch bei den *Crinoidea* manches dafür spricht, daß Einzeiligkeit das Primäre ist, so lassen die Verhältnisse bei den † *Cystoidea* eher eine Zweizeiligkeit als ursprünglich annehmen, und jedenfalls tritt die letztere später zurück, so daß nur noch bei den † *Encrinidae* der Trias zwei- und wechselzeilige Formen sich finden (Fig. 168, S. 135).

Was endlich die Entwicklung der einzelnen Gruppen betrifft, so sind wir über ihr erstes Auftreten ungenügend unterrichtet. Ihr Höhepunkt ist auch hier dadurch ausgezeichnet, daß nicht nur viele Formen sich finden, sondern darunter auch zahlreiche in großer Individuenmenge und manche von besonderer Körpergröße. Auffällig ist, wie rasch die † *Camerata* nach ihrem Höhepunkt erlöschen, und ebenso scheinen die † *Blastoidea* nach dem unteren, die † *Fistulata* nach dem mittleren Karbon sehr plötzlich zurückzugehen, doch kann dies auch mit unserer noch ungenügenden Kenntnis der oberkarbonischen und permischen *Echinodermen*-Faunen zusammenhängen. Bei den *Articulata* läßt sich aber ein allmählicher Rückgang vom jüngeren Mesozoikum an verfolgen, und es ist von Interesse, daß sie abgesehen von den noch blühenden *Comatulidae* nicht nur in ihrer Formenmenge und geographischen Verbreitung eingeschränkt werden, sondern sich nur noch im Stillwasser vor allem der Tiefsee erhalten können.

Nach allem müssen wir Bodenbewohner mit weitem, kurzem Stiel, die ohne Pentamerie allseitig und unregelmäßig mit zahlreichen Tafeln gepanzert sind und nur schwache unverästelte Arme in wechselnder Zahl besitzen, als primitivste *Pelmatozoa* ansehen. Die † *Thecoidea* dürften gar nicht dazu gehören, die † *Carpoidea* und † *Hydrophorida* meistens aberrante Seitenformen umfassen, von welchen nur ein Teil infolge Konvergenz Ähnlichkeit mit † *Blastoidea* und *Crinoidea* zeigt. Doch dürften sich nicht nur die † *Blastoidea*, welche einen isolierten Seitenzweig darstellen, durch Spezialisierung der Ambulakra, Reduktion der Zahl der Kelchtafeln und damit Gewinnung strenger Regelmäßigkeit von † *Hydrophorida* ableiten lassen, sondern auch die

Crinoidea. Vom dargelegten Standpunkt der Paläozoologie aus ist es nämlich wahrscheinlicher, daß sie sich aus allseitig und irregulär mit vielen Tafeln gepanzerten Formen entwickelten als aus den *Larviformia*. Doch stimmt die auf Seite 117 erwähnte Ontogenie von *Antedon* insofern mit ihren Resultaten überein, als dieses Genus und seine Verwandten wohl von gestielten und besser getäfelten *Crinoidea* abstammt.

2. Klasse: Asterozoa.

Die zweite Klasse der Stachelhäuter umfaßt in der Regel, wie ihr Name besagt, sternförmige, ausgesprochen fünfstrahlige Tiere. Denn eine in der Richtung der Hauptachse, also dorsoventral fast stets platte Scheibe mit meistens nur fünf radialen Strahlen oder Armen enthält alle Organe. Davon führt der fünfeckige Mund, der im Gegensatz zu dem der *Pelmatozoa* immer unten in der Mitte der Ventralseite liegt, zu einem Darm, dessen dorsal gelegener After winzig ist oder fehlt. Vom oralen Wassergefäßring gehen die Ambulakralradien stets ventral in die Strahlen oder Arme hinaus, oben, d. h. innerhalb des Armes, von zwei Plattenreihen, *Ambulacralia*, seitlich von je einer Reihe gleich zahlreicher, meistens mit Stacheln bewehrter *Adambulacralia* geschützt. Am Ende jedes Strahles befindet sich immer eine unpaare Terminalplatte, hinter der sich beim Wachstum neue Armskeletteile anlegen. Die *Ambulacralia*, von welchen übrigens je zwei gegenständige häufig verschmelzen, und die *Adambulacralia* bilden um den Mund einen Peristomring, sie sind systematisch besonders wichtig. Der Steinkanal mündet interradial bald ventral, bald marginal oder auch dorsal in einer oder mehreren Madreporenplatten nach außen, und neben all diesen Kalkplatten sind in der ganzen Haut noch viele kleine oder auch große Kalktafeln oder -körner oder ein Netz von Balken, meist mit feinen beweglichen Stacheln besetzt, vorhanden, deren wechselnde Zahl, Anordnung und Form für die Detailsystematik von Bedeutung ist.

Die *Asterozoa* haben also eine sehr große Anzahl recht verschieden gestalteter Skelettstücke, die durch Bindegewebe und z. T. auch durch Muskeln verbunden sind, aber kein fest gefügtes Skelett. Sie sind als Angehörige des vagilen Benthos leidlich bewegliche und gefräßige Raubtiere, die oft in Menge auf Muschelbänken leben und Schnecken und Muscheln aussaugen. Sie finden sich jetzt in allen Breiten und Tiefen der Meere.

Vor allem nach dem Bau der Arme und der Larven, welche bei den *Ophiuroidea* ein ähnliches Skelett wie die Seeigellarven haben,

teilt man sie in die Unterklassen der *Asteroidea* und *Ophiuroidea* ein, aber für fast sämtliche trennende Merkmale findet man bei beiden Ausnahmen oder vermittelnde Formen.

1. Unterklasse: Asteroidea.

Der Körper der Seesterne ist eine selten dorsal stärker gewölbte Scheibe, die in fünf in der Regel nicht scharf abgesetzte lange oder ganz verkürzte Strahlen ausläuft; doch findet sich bei Formen mit längeren Strahlen häufig eine höhere Zahl. In sie ragen Darmanhänge und oft auch die Geschlechtsorgane hinein, und an ihrer Ventralseite verlaufen vom Mund aus die offenen Ambulakralfurchen für die Ambulakralgefäße mit ihren Füßchen, welche sackartige Anhänge, die Ampullen, zwischen je zwei *Ambulacralia* in das Arminnere senden. Die *Ambulacralia* der zwei Reihen stoßen über den Furchen als gegenständige Balken dachförmig zusammen, ihre Form ist für die Unterscheidung der Genera besonders wichtig. Unten neben der Furche liegt dann noch beiderseits eine Reihe *Adambulacralia* (Fig. 169). Am Peristom ragen bald letztere, bald die *Ambulacralia* als Ecken zentralwärts vor, was mit zur Einteilung in größere Gruppen dient, obwohl in der Jugend die Ecken stets ambulakral sind.

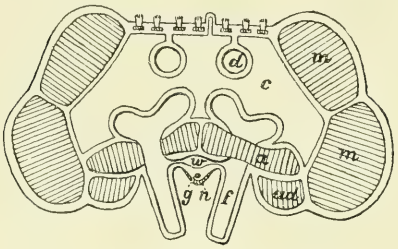


Fig. 169. *Astropecten aurantiacus L.* (*O. Phanerozonia*).
Rezent (aus Hertwig 1905).
Schematischer Querschnitt eines Armes. *a Ambulacrale*, *ad Adambulacrale*, *c* Leibeshöhle, *d* Darmblindsack, *f* Füßchen, *g* Blutgefäß, *m* Seitenplatte (*Marginale*), *n* Nerv, *w* Wassergefäß.

Am Rande der Strahlen und der Scheibe können auch noch größere ventrale und dorsale Platten, *Marginalia*, vorhanden sein und auf der Dorsalseite öfters Kreise und ambulakrale Radialreihen größerer Platten. Auf ihr liegen interambulakral der fast stets vorhandene After nahe der Mitte, ferner meistens die kleinen Genitalöffnungen und bei rezenten wie mesozoischen Formen eine oder selten mehrere, außen gefurchte Madreporenplatten. Endlich enthält die Haut oft zahlreiche kleine Stacheln sowie Fortsätze, die teils wie sie zur Abwehr *(Pedicellariae)*, teils zur Atmung (Kiemenbläschen) dienen.

Die kriechende Fortbewegung besorgen die fast stets schwellbaren Ambulakralfüßchen, obwohl auch die Strahlen beweglich sind. Die Seesterne, deren größter Längendurchmesser zwischen 1 cm und fast 1 m schwankt, meistens aber nur 5 bis 15 cm beträgt, sind jetzt am

artenreichsten in Tiefen zwischen 300 und 1000 m, finden sich aber in allen Breiten und Zonen der Meere.

Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen großer *Marginalia* unterscheidet man die Ordnungen *Phanero-* und *Cryptozonia*, ein Teil der paläozoischen Vertreter beider hat aber wechselständige und mehr oberflächlich liegende *Ambulacralia* und öfters die Madreporenplatte an der Ventralseite, weshalb man sie als † *Encrinasteria* ausschied.[1])

1. Ordnung: Phanerozonia.

Die in der Regel fünfstrahligen bis fünfeckigen Angehörigen der ersten Ordnung zeichnen sich nicht nur durch den Besitz großer, sich berührender oberer und unterer *Marginalia* (Fig. 169), sondern auch breiter *Ambulacralia* aus, und die Ecken ihres Peristoms werden von *Adambulacralia* gebildet. Angehörige der verschiedenen rezenten Familien lassen sich bis in das Mesozoikum zurückverfolgen (Fig. 170), hier begleitet von nahestehenden

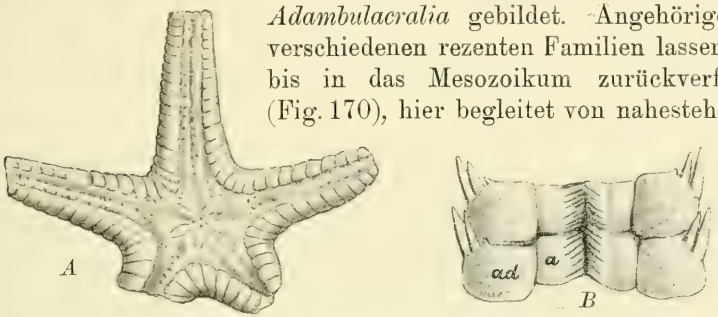


Fig. 170. *Astropecten* † *Cotteswoldiae Buckm.* (*O. Phanerozonia*).
Mittlerer Jura (Bath-Stufe), Stonesfield in England (aus White 1880).
A Ventralseite eines unvollständigen Exemplars $^1/_1$, *B* Ventralseite eines Armstückes $^6/_1$. *a* opponierte *Ambulacralia*, *ad Adambulacralia* mit Stacheln.

Formen, im Paläozoikum bis in das Devon sind aber solche recht selten und noch ungenügend bekannt. Ein stärker abweichendes Genus ist † *Sphaerites Quenstedt* des oberen Jura von Deutschland und der Schweiz, ein allseitig getäfelter, sehr hochgewölbter fünfeckiger Seestern, der allerdings erst in unvollständigen Resten bekannt ist.

2. Ordnung: Cryptozonia.

Die erwachsenen weniger zahlreichen Angehörigen der zweiten Ordnung haben mehr oder weniger rudimentäre *Marginalia*, und ihre Mundecken sind nur bei manchen adambulakral. Die meistens langen Arme sind oft zahlreich und manchmal scharf von der Körperscheibe abgesetzt und öfters nicht platt. Sie enthalten kleine und schmale

1) Wertvolle Mitteilungen über die paläozoischen *Asterozoa*, die er während des Druckes erhielt, verdankt der Verfasser Herrn Dr. Schöndorf in Hannover.

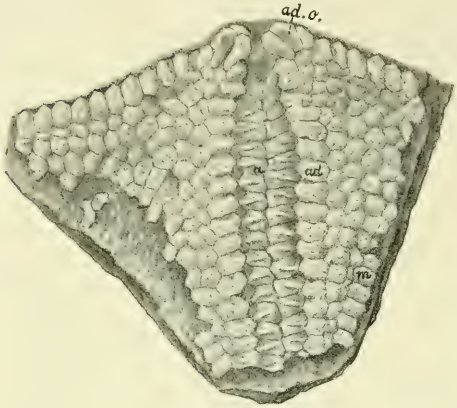


Fig. 171. † *Lindstromaster antiqua Hisinger* (*O.* † *Encrinasteria*).

Obersilur (Wenlock-Stufe), Gotland (aus Gregory 1899). Teil der Ventralseite $^4/_1$. *a* alternierende *Ambulacralia*, *ad Adambulacralia* auch die Mundecken *ad.o.* bildend, *m Marginalia*.

Ambulacralia, die nicht selten vier Reihen von Poren statt wie gewöhnlich zwei für die Ampullenkanäle der Füßchen zwischen sich haben.

Sie lassen sich mit ziemlich geringen Abweichungen bis in das Silur zurückverfolgen, doch gehören die paläozoischen ausgestorbenen Gattungen an, die noch einer genaueren Untersuchung bedürfen.

3. Ordnung: † Encrinasteria.

Eine Anzahl devonischer und silurischer Seesterne gleicht zwar z. T. *Phanerozonia* (Fig. 171) und z. T. *Cryptozonia*

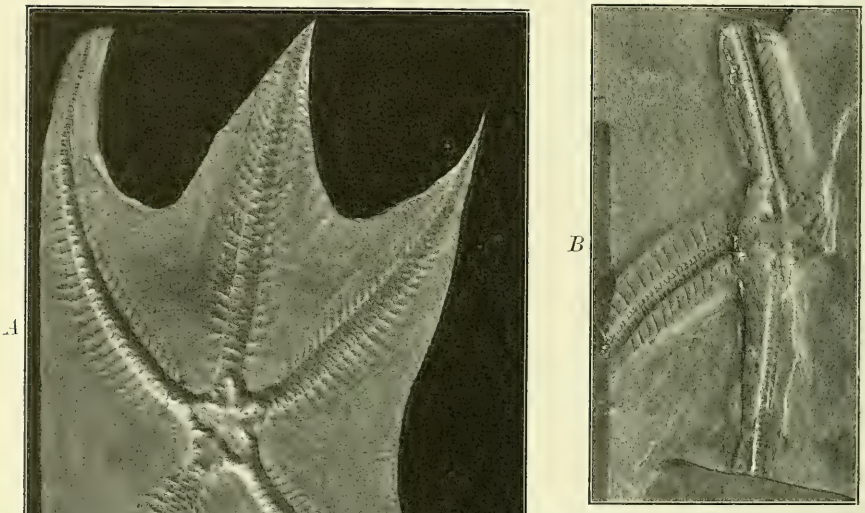


Fig. 172. † *Loriolaster mirabilis Stürtz* (*O.* † *Encrinasteria*).

Unterdevon (Hunsrückschiefer), Bundenbach, Rheinprovinz (Orig. in München). Unretouchierte Photographien eines Exemplars $^1/_1$.

A Dorsalseite, *B* Ventralseite. Besitzt außer den alternierenden *Ambulacralia* und den mit Stacheln besetzten schlanken *Adambulacralia* keine größeren Hautskeletteile. Das Mundskelett ist an der Dorsalseite besser zu sehen als an der ventralen.

(Fig. 172), aber ihre *Ambulacralia* liegen wechselständig und offenbar mehr oberflächlich als bei typischen Seesternen, auch die Ambulakralgefäße und die bei manchen vorhandenen *Marginalia* sollen sich anders verhalten und die Madreporenplatte ventral liegen. Deshalb empfiehlt es sich, all diese Formen, die noch ungenügend untersucht sind, vorläufig in eine besondere Ordnung zusammen zu fassen, obwohl noch fraglich ist, ob sie zusammen gehören.

2. Unterklasse: Ophiuroidea.

Bei den Schlangensternen sind die fünf öfters, und zwar meistens gabelig verzweigten Arme von der Scheibe scharf abgesetzt, lang, schlank und im Querschnitt rund und enthalten keine Teile des Darmes und der Geschlechtsorgane.

In der Regel sind je zwei gegenständige *Ambulacralia* zu einem Armwirbel verschmolzen, einer Scheibe oder einem Zylinder, der mit den nächsten durch Gelenke in verschiedener systematisch sehr wichtiger Art verbunden ist. In dem medianen Ventralausschnitt der Wirbel, der unten stets von der Haut überdeckt ist, verläuft das Ambulakralgefäß, dessen Seitenästchen die Wirbel durchbohren, um jederseits als Tentakeln durch Hautporen herauszutreten (Fig. 173).

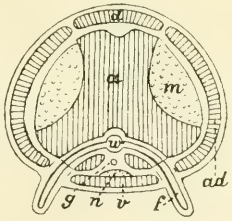


Fig. 173. *Ophiothrix fragilis Düb. u. Kor.* (*O. Zygophiurae*). Rezent (aus Hertwig 1905). Schematischer Querschnitt eines Armes. *a* Armwirbel (verschmolzene *Ambulacralia*), *ad* Seitenschild (*Adambulacrale*), *d* Dorsalschild, *f* Füßchen, *g* Blutgefäß, *m* Muskel, *n* Nerv, *v* Ventralschild, *w* Wassergefäß.

Bei manchen paläozoischen Formen sind aber die *Ambulacralia* noch getrennt und öfters sogar wechselständig.

Die *Adambulacralia* sind als oberflächliche Seitenschilder ausgebildet, auf die meistens die beweglichen Stacheln beschränkt sind, und die im kleinen systematisch brauchbar sich erweisen. Außerdem sind in jedem Radius meistens noch gleichviele dorsale und ventrale Schilder in je einer Reihe vorhanden oder die Armhaut enthält nur feine Schüppchen oder Körner.

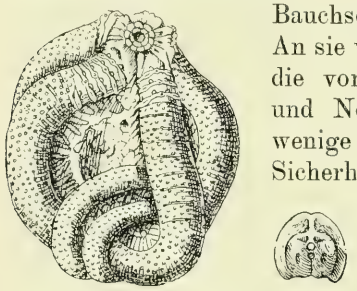
An dem Mundskelett, das mit sogenannten und im kleinen systematisch wichtigen Zähnen versehen ist, beteiligen sich nicht nur die hier unverschmolzenen *Ambulacralia* und die *Adambulacralia*, sondern auch die Bauchschilder, sowie in den interradialen Ecken meistens fünf Mundschilder, von welchen gewöhnlich eines mit einer oder zwei Poren versehen ist und als Madreporenplatte dient. Diese liegt also ventral, soll aber bei einigen paläozoischen Formen an der Dorsalseite sich befinden.

Eine Afteröffnung fehlt den Schlangensternen stets, aber ventral ist jederseits neben den Armbasen je eine Spalte vorhanden, die beiderseits von Kalkspangen eingefaßt ist und der Atmung sowie der Entleerung der Geschlechtsorgane dient (die Bursalspalte). Die Dorsalseite der Scheibe ist endlich oft mit Kreisen größerer Tafeln um eine Zentralplatte herum versehen, was für Genera charakteristisch ist.

Die rezenten Schlangensterne, deren Arme 2 bis 50 cm lang werden und ihnen zur Fortbewegung dienen, bewohnen oft gesellig meistens das Warmwasser, finden sich aber in allen Breiten und Tiefen der Meere. Sie werden vor allem nach dem Verhalten der Wirbelgelenke in drei Ordnungen geteilt, bei den fossilen sind diese aber nur ausnahmsweise beobachtet, und es steht eine kritische Durcharbeitung der fossilen Formen noch aus, auch scheinen die meisten paläozoischen vorläufig am besten in eine besondere Ordnung vereinigt zu werden.

1. Ordnung: Streptophiurae.

Wenige rezente Genera mit ganz einfachen knopfartigen Wirbelgelenken, deren einfache Arme keine Rücken- und z. T. auch keine Bauchschilder besitzen, bilden die erste Ordnung. An sie werden eine Anzahl Genera angeschlossen, die vom Karbon bis zum Untersilur Europas und Nordamerikas verbreitet sind, aber nur wenige (Fig. 174) lassen sich mit genügender Sicherheit einreihen.



A *B*

Fig. 174. † *Onychaster flexilis Meek and Worthen* (*O. Streptophiurae*). Unterkarbon (Kohlenkalk), Illinois (aus Meek and Worthen 1873). *A* ganzes Tier mit ventral eingerollten, ventral mit Stacheln besetzten Armen. An der Armbasis und an der Körperscheibe ist infolge Entfernung der höckerigen Hautschuppen die Dorsalseite von Armwirbeln und des Mundskelettes sichtbar. *B* Gelenkseite eines Armwirbels $^2/_1$.

2. Ordnung: Cladophiurae.

Die zahlreicheren Formen mit sattelförmigen Wirbelgelenken haben auch keine Rücken- und Bauchschilder, aber ihre Arme sind meistens verästelt. Fossil sind sie noch kaum mit Gewißheit nachgewiesen, doch werden einige Formen hiehergestellt.

3. Ordnung: Zygophiurae.

Die große Mehrzahl der rezenten Schlangensterne hat komplizierte Wirbelgelenke, die eine Armbewegung in dorsoventraler Richtung nicht gestatten, und ihre einfachen Arme sind stets mit vier Schilderreihen versehen. Die meisten tertiären und mesozoischen *Ophiuroidea* (Fig. 175) dürften sich mehr oder weniger nahe an lebende Genera dieser Ordnung anschließen, doch

sind bei ihnen weder die Wirbelgelenke noch auch die Mundskelettteile, welche für die Einteilung in Familien besonders wichtig sind, genügend bekannt.

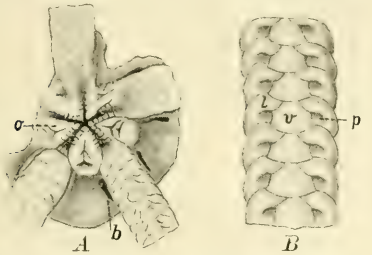


Fig. 175. *Ophiocten † kelheimense G. Böhm (O. Zygophiurae).*

Oberer Jura (Tithon), Kehlheim in Mittelfranken (aus G. Böhm 1889).

A Unterseite der Scheibe $^3/_1$. *b* Bursalspalte, *o* Mundskelett. *B* Armstück von unten $^7/_1$. *l* Seitenschild (*Adambulacrale*), *p* Tentakelpore, *v* Ventralschild.

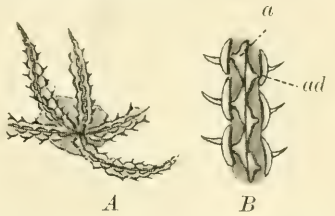


Fig. 176. † *Palaeophiura simplex Stürtz* (1890) (*O.* † *Lysophiurae*).

Unterdevon (Hunsrückschiefer), Bundenbach, Rheinprovinz.

A Ventralseite $^1/_1$, *B* Armstück, Ventralseite, schematisch $^4/_1$. *a Ambulacrale, ad Adambulacrale.*

4. Ordnung: † Lysophiurae.

Die Mehrzahl der devonischen und silurischen Formen vom Habitus der Schlangensterne hat keine Mundschilder und keine Rücken- und Bauchschilder an den Armen, vor allem sind aber ihre *Ambulacralia* nicht zu Wirbeln verschmolzen und bei manchen Genera sogar wechselständig (Fig. 176), auch soll die Madreporenplatte dorsal liegen.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Asterozoa.

Die See- und Schlangensterne sind in den heutigen Meeren ziemlich häufig und formenreich. Nach dem Tode der Tiere zerfällt aber in der Regel das Skelett, und deshalb findet man zwar öfters nicht näher bestimmbare Skeletteile fossil, jedoch nur selten vollständige und nur an einzelnen Plätzen zur genauen Bestimmung genügende Reste.

Es ist aber auch bei der Beurteilung sehr gut erhaltener Reste Vorsicht nötig, weil die Skeletteile etwas in ihrer Lage verschoben sein können, so daß in manchen Fällen die Wechselständigkeit der *Ambulacralia* nur dadurch erzeugt sein kann.

Wohl der wichtigste Fundort ist Bundenbach, wo im Unterdevon des Mittelrheingebietes neben *Crinoidea Asterozoa* auffällig häufig sind, und zwar anscheinend Bewohner tieferen Stillwassers. Außerdem sind fossile *Asterozoa* bisher fast nur aus Mittel- und Westeuropa und aus dem Paläozoikum auch von Nordamerika und aus dem Silur Australiens beschrieben.

Eine größere Rolle spielt also die Klasse in den Beschreibungen fossiler Faunen nicht, wenn sie auch seit den frühesten Zeiten so gut entwickelt gewesen sein mag wie heute, und wir stehen erst am Anfang der Kenntnis ihrer Vorgeschichte.

Sicher gestellt ist nur eine große Stabilität, denn eine ganze Anzahl rezenter Gattungen der *Asteroidea* und *Ophiuroidea* scheint schon im Mesozoikum verbreitet gewesen zu sein, ja *Astropecten* (*Phanerozonia*, Fig. 170, S. 141) soll schon im Devon vorkommen, und nicht nur die zwei Unterklassen, sondern auch die meisten wenn nicht alle ihrer Ordnungen erscheinen schon im älteren Paläozoikum getrennt. Die ältesten *Asteroidea* fand man ja im Oberkambrium und *Ophiuroidea* auch schon im Untersilur, ihre unbekannte Vorgeschichte ist also mindestens kambrisch, und es ist keine Annäherung auch der ältesten *Asterozoa* an die Angehörigen anderer Klassen der Echinodermen zu erkennen. Auch scheint ihre Ähnlichkeit mit manchen † *Thecoidea* (S. 133, 134) nur eine äußerliche zu sein.

Es sind jedoch nicht nur im Mesozoikum einige ausgestorbene Genera und im Paläozoikum fast nur solche bekannt, sondern letztere dürften großenteils zur Aufstellung besonderer Familien nötigen.

Die Mehrzahl vor allem devonisch-silurischer Genera ist außerdem dadurch besonders interessant, daß sie noch vielmehr als einzelne rezente die scharfe Trennung der zwei Unterklassen erschweren.

So haben die meisten paläozoischen *Ophiuroidea* keine Mund- und Bauchschilder und unverschmolzene *Ambulacralia*, ja manche sogar wechselständige *Ambulacralia*, wie es für mehrere paläozoische *Asteroidea* auch gesichert ist. Auch ist beachtenswert, daß manche dieser *Asteroidea* die Madreporenplatte ventral, umgekehrt gewisse *Ophiuroidea* sie dorsal haben sollen. Es scheint also deren Lage noch nicht so konstant gewesen zu sein wie später.

Endlich treten die *Ophiuroidea* mit den kompliziertesten Wirbelgelenken später auf als die mit einfachen. Eine gewisse Differenzierung und Höherentwicklung läßt sich also doch schon feststellen, obwohl unsere Kenntnis speziell der Formen, die hier einstweilen als † *Encrinasteria* und † *Lysophiurae* zusammengestellt wurden, noch einer gründlichen Vertiefung bedarf.

3. Klasse Echinoidea, Seeigel.

Eine Kapsel (*Corona*), die ventral gewöhnlich etwas abgeplattet, kugelig, ei- oder herzförmig, kegel- bis scheibenförmig ist, und die 0,50 bis 30 (meist nur wenige) Zentimeter Durchmesser hat, umschließt

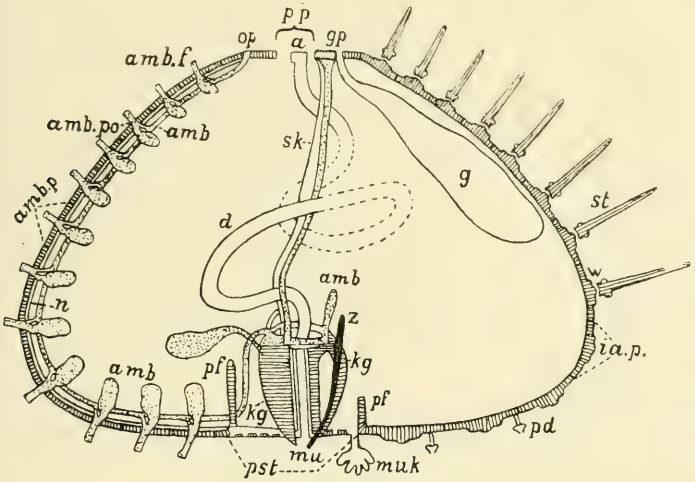


Fig. 177. *Echinus* (*O. Regularia*).

Schematischer Medianschnitt durch das rechte vordere Interambulakrum (abgeändert aus Lankaster 1900). *a* After, *amb* Ambulakral-(Wassergefäß-)System, *amb.f.* Ambulakralfüßchen, *amb.p.* Ambulakralplatten, *amb.po.* Ambulakralporen, *d* Darm, *g* Geschlechtsorgan, *gp* Genital und zugleich Madreporenplatte, *ia.p.* Interambulakralplatte, *kg* Kiefergerüst, *mu* Mund, *muk* Mundkieme, *n* Nerv, *op* Ocellarplatte, *pd* Pedicellarie, *pf* Peristomrandfortsätze, *pp* Periprokt, *pst* Peristom, *sk* Steinkanal begleitet von dem sog. Axialorgan, *st* Primärstachel, *w* Stachelwarze, *z* Zahn.

die Weichteile der Seeigel (Fig. 177). Sie besteht in der Regel aus fünf- oder sechseckigen Kalktafeln, die allermeist durch glatte Nähte unbeweglich verbunden, selten schuppenartig verschiebbar sind, und die mit kleinen, manchmal auch mit großen halbkugeligen Warzen zur Gelenkung von Kalkstacheln von entsprechender Größe und sehr verschiedener Form und von anderen winzigen Fortsätzen (Pedicellarien usw.) besetzt sind. Darunter haben die großen „Haupt- oder Primärwarzen", welche die Primärstacheln tragen, an ihrem Kopf oft eine Grube (sind „durchbohrt") und sind von einem „Hof" umgeben (Fig. 14, S. 20, und 178).

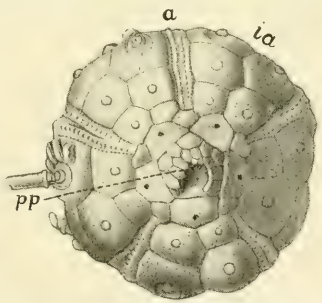


Fig. 178. *Cidaris* (*Stereocidaris*) † *subvesiculosa d'Orb.* (*O. Regularia, Cidaroidea*).

Obere Kreide (Schreibkreide), England (aus Wright 1881).

Gehäuse, Dorsalseite $^2/_3$. *a* schmales, bandförmiges Ambulakralfeld, am Scheitel in einer Ocellarplatte beginnend, *ia* breites Interambulakrum mit durchbohrten Primärwarzen, am Scheitel mit einer großen Genitalplatte beginnend, *pp* getäfeltes Periprokt mit Afteröffnung.

Mund und After liegen innerhalb eines meist rundlichen, nur locker oder nicht getäfelten Feldes, des Mundfeldes (Peristom) resp. Afterfeldes (Periprokt), und zwar ersterer stets unten am ventralen

Pole in oder etwas vor der Mitte, letzterer im einfachsten Falle am dorsalen Pole, im „Scheitel“, von wo er aber in dem hinteren Interambulakrum bis auf die Ventralseite verlagert sein kann (Fig. 179).

Vom Scheitel zum Mund ziehen stets meridionale regelmäßige Tafelreihen, und zwar außer bei mehreren paläozoischen und mesozoischen Genera stets 10 Doppelreihen, von welchen jede am Scheitel in einer Platte beginnt, unter der sich die neu entstehenden Tafeln bei dem Wachstum einschalten und die deshalb weniger fest eingefügt und bei fossilen Seeigeln oft verloren gegangen ist.

Die fünf ambulakralen Doppelreihen beginnen mit je einer Ocellarplatte, die eine Pore für einen Fühler besitzt, die fünf damit alterierenden interambulakralen mit je einer größeren Genitalplatte, die meist nur eine Pore für die interambulakral gelegenen Geschlechtsorgane haben. Davon ist die Platte, welche das rechte vordere Interambulakrum bezeichnet, in der Regel zugleich auch als Madreporenplatte siebförmig für den Steinkanal durchlöchert, und es fehlt meistens die hintere Genitalplatte bei Formen mit exzentrischem After (Fig. 178 u. 179). Ocellar- und Genitalplatten bilden im einfachsten Falle einen Ring von 2×5 alternierenden Platten, in dem öftres noch eine oder wenige größere Zentralplatten liegen (Fig. 182, S. 151). Der wechselnde Bau des so zusammengesetzten und recht verschieden großen „Scheitelschildes“ ist systematisch sehr wichtig.

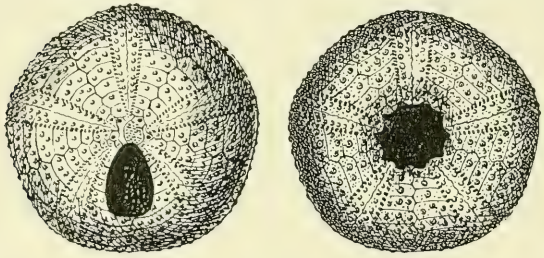


Fig. 179. †*Pygaster umbrella Ag.* (*U. O. Gnathostomata*). Oberer Jura (Oxford-Stufe), Chatillon in Frankr. (aus Cotteau 1874). *A* junges Exemplar von oben mit dem großen Periprokt an der Stelle der fehlenden hinteren Genitalplatte, großer, zentralwärts ausgedehnter Madreporenplatte und einfach bandförmigen Ambulakralfeldern. *B* Ventralseite mit zentralem Peristom mit Kiemeneinschnitten $^1/_1$.

Alle Ambulakralfelder haben die gleiche Tafelzahl und bei den regulären Seeigeln, wo der After im Scheitel dem Mund gegenüber liegt, sind sie unter sich ganz gleich, bei den irregulären mit exzentrischem After oft deutlich ungleich. Dasselbe gilt von den Interambulakralfeldern, aber beide Felder, die ziemlich geradlinig aneinander grenzen, sind in Zahl, Größe und Form der Tafeln voneinander unabhängig.

Die Tafeln der fünf, manchmal rinnenförmig vertieften Ambulakralfelder sind von je einem, wenn einige zu einer „Großplatte“ ver-

schmolzen sind, von einer entsprechenden Zahl von Porenpaaren durchbohrt. Jedes Feld enthält so seinen Rändern entlang zwei einfache oder manchmal mehrreihige Streifen von Doppelporen, die entweder als verschieden breites gleichförmiges Band vom Scheitel bis zum Peristom ziehen oder nur dorsal gut entwickelt blumenblattförmig „petaloid" angeordnet sind, seitlich und ventral aber nur aus kleinen unregelmäßigen Poren bestehen (Fig. 187, S. 155). Die Poren, die manchmal außen paarweise durch eine Furche verbunden „gejocht" sind, gestatten den Austritt der Röhren, durch welche die schwellbaren Füßchen von den fünf radialen Ambulakralgefäßen aus versorgt werden, welche innen den Ambulakralfeldern entlang laufen (Fig. 177, S. 147). Bei petaloiden Ambulakren dienen jedoch nur die unteren Füßchen als Bewegungsorgane, die dorsalen zum Atmen.

Die meisten rezenten Seeigel besitzen aber Mundkiemen, zu deren Austritt öfters 5 oder 10 interradiale Einschnitte des Peristomrandes sich vorfinden. Endlich haben sehr viele Seeigel um den Anfangsdarm ein umgekehrt kegelförmiges kalkiges Kiefergerüst, das fünfstrahlig gebaut und mit fünf interradialen Nagezähnen versehen ist (Fig. 193, S. 158). Zur Befestigung seiner Muskeln und Bänder dienen dann innere Fortsätze rings um den Peristomrand (Fig. 177).

Die Seeigel leben meist gesellig in allen Zonen und Tiefen der Meere bald auf Felsen bald auf oder in Sand und Schlamm. Zu ihren geringen Ortsveränderungen dienen ihnen die Saugfüßchen, aber auch die beweglichen Stacheln, letztere jedoch vor allem zum Schutz. Die mit einem Gebiß Versehenen fressen Tiere oder weiden Tier- und Pflanzenrasen ab, die anderen sind Schlammfresser. Die Entwicklung, die nur bei wenigen Kaltwasserbewohnern eine direkte ist, bietet fast nur bei zweiseitig symmetrischen Formen in den verschiedenen Wachstumsstadien deutliche Unterschiede der Kapselgestalt (Fig. 191, S. 157).

Die Beschaffenheit der Mundregion (zentral oder nicht, mit oder ohne Kiefer, mit oder ohne Kiemeneinschnitte) und des Scheitels (After im Scheitel oder nicht), die Zahl der meridionalen Plattenreihen (20 oder mehr oder weniger) und die fossil fast nie erhaltenen Pedicellarien sind in erster Linie systematisch wichtig. Die feste oder lockere Plattenverbindung, die Form der Ambulakra, der Bau ihrer Platten und der des Scheitels, sowie des Mundfeldes dienen vor allem zur Trennung der Familien. Die Form des Gesamtkörpers, die Ausbildung der Poren, der Genital- und Ocellarplatten, der Warzen und Stacheln und die genauere Lage des Afters sind endlich in der Detailsystematik von Bedeutung.

Nach obigen Merkmalen kann man vier Ordnungen: *Regularia, Irregularia,* † *Palaeoregularia* und † *Palirregularia* trennen.

1. Ordnung: Regularia.

Die regulären Seeigel haben ein kugeliges bis ellipsoidisches Gehäuse, dessen unter sich gleiche bandförmige Ambulakra und Interambulakra fast stets aus je zwei Reihen fünfeckiger und meistens fest verbundener Platten bestehen. Sie tragen oft große Primärwarzen und Primärstacheln, welch letztere meistens aus vielen dünnen Radiärsepten und axialen Längsröhren aufgebaut sind (s. S. 112 Fig. 136!). Ihr großes, mit starkem Gebiß versehenes Mundfeld ist allermeist regelmäßig fein beschuppt, sein Rand besteht fast immer aus 10 Paar Platten, und der After liegt stets innerhalb des regelmäßigen Scheitelringes. Sie gehen bis in das Perm zurück.

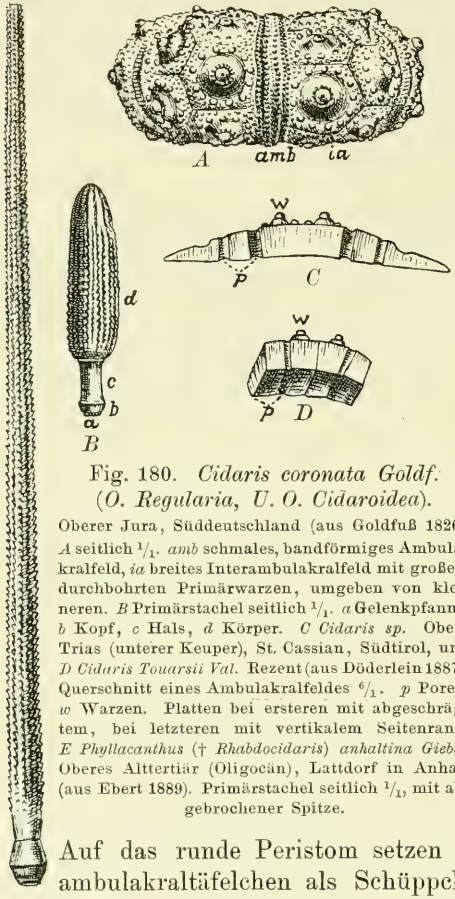


Fig. 180. *Cidaris coronata Goldf.* (*O. Regularia, U. O. Cidaroidea*).
Oberer Jura, Süddeutschland (aus Goldfuß 1826). *A* seitlich $^1/_1$. *amb* schmales, bandförmiges Ambulakralfeld, *ia* breites Interambulakralfeld mit großen, durchbohrten Primärwarzen, umgeben von kleineren. *B* Primärstachel seitlich $^1/_1$. *a* Gelenkpfanne, *b* Kopf, *c* Hals, *d* Körper. *C Cidaris sp.* Obere Trias (unterer Keuper), St. Cassian, Südtirol, und *D Cidaris Touarsii Val.* Rezent (aus Döderlein 1887). Querschnitt eines Ambulakralfeldes $^6/_1$. *p* Poren, *w* Warzen. Platten bei ersteren mit abgeschrägtem, bei letzteren mit vertikalem Seitenrand. *E Phyllacanthus* († *Rhabdocidaris*) *anhaltina Giebel.* Oberes Alttertiär (Oligocän), Lattdorf in Anhalt (aus Ebert 1889). Primärstachel seitlich $^1/_1$, mit abgebrochener Spitze.

Die kleinere ihrer zwei scharf getrennten **Unterordnungen, *Cidaroidea,*** umfaßt nur dickschalige Formen, deren schmale Ambulakra bloß einfache Täfelchen enthalten und deren breite Interambulakra zwei oder vier Reihen Primärwarzen tragen (Fig. 178, S. 147). Auf das runde Peristom setzen sich die Ambulakral- und Interambulakraltäfelchen als Schüppchen fort, während äußere Mundkiemen fehlen und die innern Fortsätze des Peristomrandes interambulakral liegen. Ihre einzige Familie *Cidaridae* ist jetzt kosmopolitisch meist im Seichtwasser verbreitet und schon in Trias und Perm dürftig vertreten. Sie enthält in der unteren Kreide Westeuropas wenige Formen mit vier Interambulakralreihen *(† Tetracidaris),* im Mesozoikum besonders viele Formen mit keulenförmigen

Stacheln und in Trias und Perm nur solche mit etwas verschiebbaren Tafeln (Fig. 180).

Bei der anderen **Unterordnung**, ***Diademoidea***, sind die Ambulakra oft breit und auch mit Primärwarzen versehen und dann meistens mit „Großplatten", d. h. Platten, die aus zwei bis drei Primärplatten und sogenannten Halbplatten, welche nicht

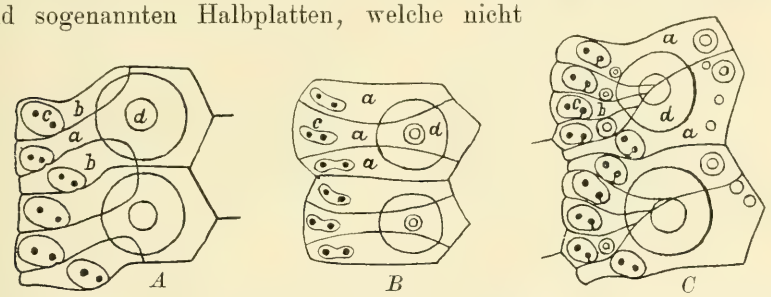


Fig. 181. Großplattentypen von *Diademoidea*, schematisch u. vergr. (aus Bronn 1902). *A* von *Arbacia pustulosa* (arbacioid), *B Diadema* (diademoid), *C Strongylocentrotus droebachensis* (echinoid). *a* Primärplatten, *b* Halbplatten, *c* Porenpaar, *d* Primärwarze.

bis zur Mitte des Ambulakralfeldes reichen, zusammengesetzt sind (Fig. 181). Ihr Peristom, dessen Rand auch ambulakral innere Fortsätze trägt und meistens fünf Paar interambulakrale Einschnitte für die äußeren Mundkiemen besitzt, ist nur von ambulakralen Schüppchen gepanzert. Auch sie gehen bis in die Trias zurück.

Ihre erste Tribus, *Saleniina*, jetzt nur durch ein Genus im tieferen Stillwasser vertreten, im Mesozoikum aber etwas formenreicher, ist allerdings nur bis in den Lias nachgewiesen. Das Gehäuse der nie großen Formen ist dem der *Cidaridae* ähnlich und nur darin bemerkenswert, daß öfters wie bei jungen Seeigeln innerhalb des großen Scheitelschildes nur eine Platte vorhanden ist (Fig. 182).

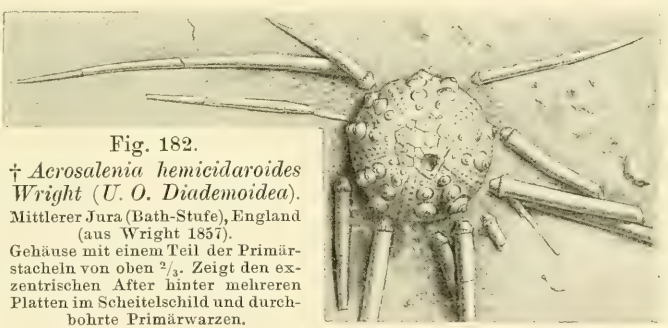


Fig. 182. † *Acrosalenia hemicidaroides Wright* (*U. O. Diademoidea*). Mittlerer Jura (Bath-Stufe), England (aus Wright 1857). Gehäuse mit einem Teil der Primärstacheln von oben $^2/_3$. Zeigt den exzentrischen After hinter mehreren Platten im Scheitelschild und durchbohrte Primärwarzen.

Die Angehörigen der ebenfalls kleinen Tribus *Arbaciina* sind jetzt fast kosmopolitisch, und zwar meist im Seichtwasser, fossil beinahe nur im Tertiär vertreten und durch den Besitz von Großplatten ausgezeichnet, die aus einer Primär- und zwei Halbplatten bestehen

(Fig. 181 *A*). An eine hierher gehörige winzige Tiefseeform *(Pygmaeocidaris)* reihen sich wohl die zwei merkwürdigen Genera der † *Tiarechinidae* an, trotzdem sie einfache Am-

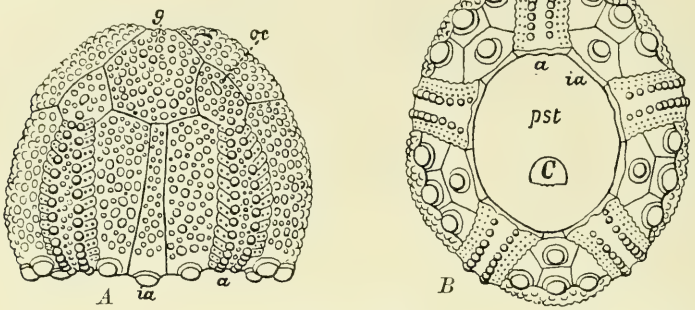


Fig. 183. † *Tiarechinus princeps Neumayr* (*U. O.* ? *Diademoidea*).
Obere Trias (unterer Keuper), St. Cassian in Südtirol.
A Gehäuse seitlich $^9/_1$, *B* ventral $^9/_1$ (aus Lovén 1883), *C* seitlich $^1/_1$ (aus Neumayr 1881). *a* Ambulakralfeld, *ia* Interambulakralfeld mit unpaarer mittlerer Platte, nur ventral mit Primärwarzen, *g* sehr große Genitalplatte, *oc* große Ocellarplatte, *pst* weites Peristom ohne Kiemeneinschnitte.

bulakralplatten besitzen (Fig. 183). Sie wurden nur in der oberen Trias von St. Cassian in Südtirol gefunden und zeichnen sich durch ein ungewöhnlich großes Scheitelschild und den Besitz von nur vier oder neun Interambulakralplatten aus.

Formenreicher ist die Tribus *Diadematina*, deren Angehörige eine dünne, manchmal sogar biegsame Corona mit Großplatten haben, die in der Regel aus drei Primärplatten bestehen (Fig. 181 *B*, S. 151). Sie sind jetzt kosmopolitisch verbreitet, und festschalige großenteils ausgestorbene Genera waren auch in Kreide und Jura nicht selten (Fig. 184), in der oberen alpinen Trias und im (?) Zechstein fand man aber nur wenige nicht ganz sicher bestimmbare Reste. Die mit reduziertem lockeren oder schuppigen Skelett versehenen *Echinothuriidae*, vor allem Bewohner tiefen Stillwassers, zu welchen die größten Seeigel gehören, sind wohl mit seltenen Genera des jüngeren Mesozoikums von Westeuropa verwandt, die kleiner und fester gepanzert sind.

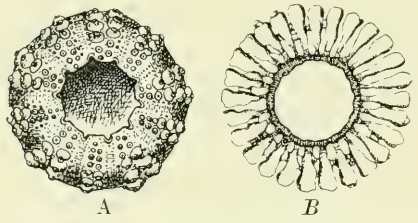


Fig. 184. †*Pseudodiadema* (†*Plesiodiadema*) *mamillanum A. Römer* (*U. O. Diademoidea*).
Oberer Jura (Korallenkalk), Hohneggelsen bei Hildesheim (aus Dames 1872).
A Corona von unten $^1/_1$. Zeigt die Einschnitte am Peristomrand für die äußeren Kiemen und durchbohrte Primärwarzen auch auf den breiten Ambulakralfeldern. *B Diadema mexicanum Ag.* Rezent (aus Macintosh 1882). Vergr. Querschnitt im proximalen Teile eines konischen Stachels, zeigt den axialen Hohlraum und die keilförmigen dicken Radiärsepten.

Die letzte Tribus endlich, die *Echinina*, deren meist breite Ambulakralfelder Großplatten aus zwei Primär- und ein oder mehreren Halbplatten besitzen (Fig. 181 *C*, S. 151), sind jetzt meist im Seichtwasser kosmopolitisch verbreitet und auch im Tertiär formenreich, in der Kreide aber seltener.

2. Ordnung: Irregularia.

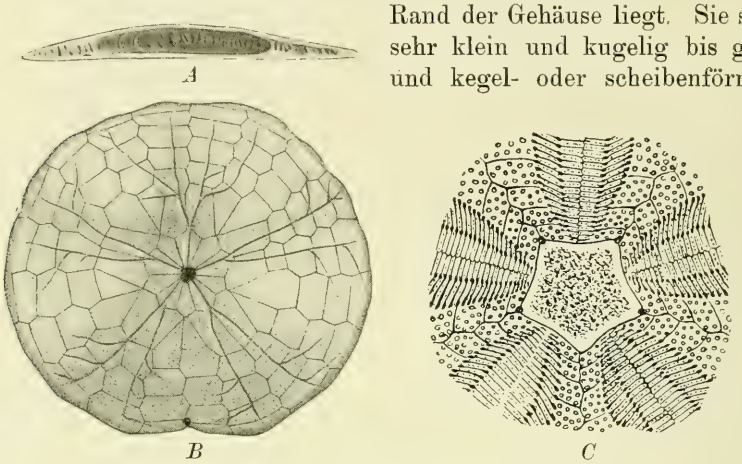
Das stets feste Gehäuse hat hier zwar eine sehr verschiedene Form, ist jedoch immer mehr oder weniger deutlich zweiseitig symmetrisch, dadurch daß der After außerhalb des Scheitels im hinteren Interambulakralfeld liegt, und daß manchmal auch das Peristom vor der Mitte gelegen und dabei noch eine Ungleichheit der Ambulakra unter sich eingetreten ist. Das Mundfeld ist nie sehr groß und nicht regulär getäfelt und sein Rand fast stets aus fünf Paar ambulakralen und fünf unpaaren interambulakralen Platten gebildet, während die Ambulakra wie die Interambulakra stets aus je zwei Reihen gewöhnlich fünfeckiger Tafeln bestehen (Fig. 191, S. 157). Auch das Scheitelschild ist nie groß, aber sehr verschieden gestaltet, oft fehlt sein hinteres Genitaltäfelchen oder ist undurchbohrt, und seine Madreporenplatte dehnt sich häufig in die Scheitelmitte aus. Die Warzen und Stacheln endlich sind meistens klein, und letztere haben in der Regel eine hohle Achse und nur wenige dicke Radiärsepta. Die wenigen ältesten Formen der jetzt herrschenden Ordnung finden sich im Lias Europas.

Ihre erste **Unterordnung**, ***Gnathostomata***, ist dadurch ausgezeichnet, daß das runde oder fünfeckige Peristom fast stets ein Kiefergebiß und äußere Kiemen enthält. Da es zentral liegt, sind die Ambulakra unter sich gleich, auch ist der Scheitel einfach gestaltet. Die Gesamtform der sehr verschieden großen Gehäuse wechselt aber sehr, die kleinen sind meist kugelig oder ellipsoidisch, die großen jedoch kegel- bis scheibenförmig.

Die eine Tribus *Holectypoidea* ist jetzt nur durch eine Gattung in mäßiger Tiefe des karaibischen Meeres, im Alttertiär aber und in Kreide und Jura durch mehrere weit verbreitete Gattungen in zwei Familien vertreten. Es sind oft stattliche konische oder ellipsoidische Formen mit bandförmigen Ambulakra aus einfachen Platten, deren Gebiß schwach ist, ja bei einigen kretazischen Genera wohl fehlt, und deren After in der Lage sehr wechselt (Fig. 179, S. 148, u. 197, S. 160).

Die andere Tribus, *Clypeastroidea*, ist im Känozoikum viel formenreicher, geht aber nur bis in die mittlere Kreide zurück. Hier sind die Ambulakra petaloid und enthalten Großplatten. Sie sind ventral oft nur durch schmale Furchen und zerstreute Poren bezeichnet

(Fig. 185). Charakteristisch ist auch die große Madreporenplatte und das starke aber niedere Gebiß, und daß der After an oder unter dem Rand der Gehäuse liegt. Sie sind sehr klein und kugelig bis groß und kegel- oder scheibenförmig,



A *B* *C*

Fig. 185. *Scutella † subrotunda Lam.* (*U. O. Gnathostomata*).
Jungtertiär (Miocän), Bordeaux (aus Desor 1858).
A Längsschnitt $^2/_3$, die inneren Kalkpfeiler zeigend, *B* Ventralseite $^2/_3$, die verzweigten Ambulakralporenfurchen, den kleinen Mund und randständigen After. *C* Scheitel vergr., von der mit den Genitalplatten verschmolzenen Madreporenplatte eingenommen, Ambulakralporen gejocht.

und in letzterem Falle können sie am Rande mit Einschnitten, die manchmal zu Löchern *(Lunulae)* sich schließen, versehen sein. Die in der Regel sehr dickschaligen Gehäuse sind bei den Formen, die meistens stark bewegtes Seichtwasser bewohnen (Fig. 185 u. 186), an den Ambulakralfeldern noch innen durch Pfeiler oder Scheidewände verstärkt, so daß manchmal die radiären Ambulakralgefäße in eine Art Gallerie eingeschlossen sind.

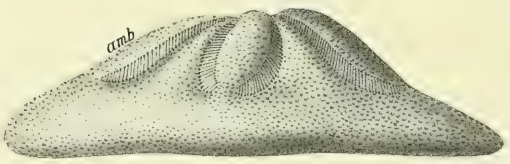


Fig. 186.
Clypeaster † Depereti Gauthier (*U. O. Gnathostomata*).
Unterstes Jungtertiär (Untermiocän), Ägypten (aus Fourtau 1901).
Gehäuse seitlich $^2/_3$, zeigt die niedrig konische Form, die petaloiden Ambulakralfelder *amb* mit gejochten Poren und die winzigen Warzen.

Bei der zweiten **Unterordnung**, ***Atelostomata***, fehlen ein Kiefergerüst und damit innere Peristomfortsätze sowie die äußeren Kiemen. Die ovalen, ei- oder herzförmigen Gehäuse zeigen eine sehr wechselnde Lage des Afters und oft auch ein vorgerücktes Peristom. Sie sind bis in die obere Kreide sehr formenreich, dann aber bis in den Jura seltener.

Ihre erste Tribus, *Asternata*, enthält meist ovale Formen, mit

höchstens etwas vorgerücktem, rundem oder fünfeckigem Peristom, um das die ziemlich gleichartigen Ambulakralfelder oft etwas eingesenkt sind, eine „Floscelle“ bildend (Fig. 187), während der Scheitel einfach und mit

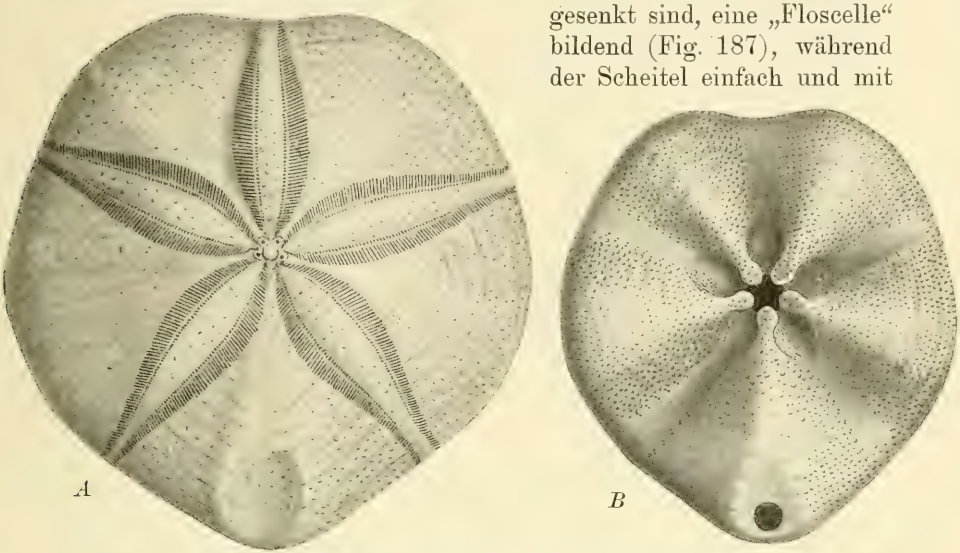


Fig. 187. † *Pygurus rostratus Ag.* (*U. O. Atelostomata*).
Unterste Kreide (Neokom), Schweiz (aus de Loriol 1873).
A Dorsalseite mit halb petaloiden Ambulakralfeldern $^1/_1$. *B* Ventralseite $^2/_3$, mit Floscelle, After unter dem Rand.

vier Genitalporen versehen ist. Es gehören mehrere Familien hierher, die sich in ausgestorbenen Gattungen bis in den Jura zurückverfolgen lassen, und die teils bandförmige Ambulakra haben, also von *Holecty-*

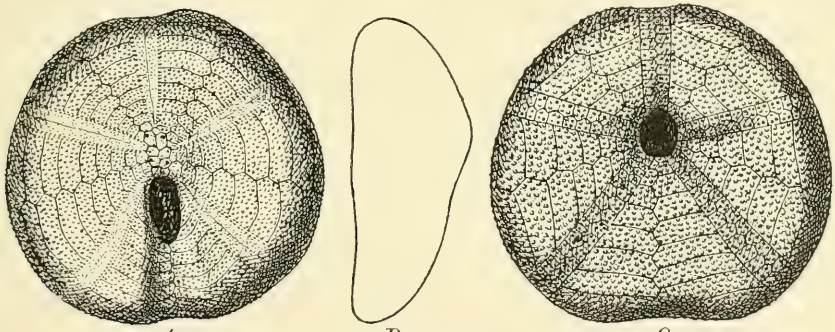


Fig. 188. † *Hypoclypeus giberrulus Ag.* (*U. O. Atelostomata*).
Mittlerer Jura, Frankreich (aus Cotteau 1874).
A Dorsalseite, derjenigen von † *Pygaster* (Fig. 179 *A*, S. 148) ähnlich, aber Scheitelschild anders. *B* Profilumriß von vorn nach hinten. *C* Ventralseite mit etwas vorgerücktem, ovalem Mund ohne Kiemeneinschnitte und Floscelle $^1/_1$.

poidea fast nur im Gebißmangel verschieden sind (Fig. 188), teils petaloide oder Übergangsformen zu diesen (Fig. 187).

Die letzte Tribus, *Sternata*, umfaßt zahlreiche ovale, hochgewölbte bis nieder herzförmige, meist mittelgroße Formen, deren oft querovales Peristom vor der Mitte liegt, wodurch eine deutliche Ungleichheit der Ambulakralfelder entsteht und im großen hinteren Interambulakrum hinter dem Mund eine gewölbte Partie, das Sternum, aus großen Platten sich bildet. Die Ambulakra sind dorsal oft vertieft, und die hinteren zwei als „Bivium" von den vorderen drei, dem „Trivium", in dem wieder das unpaare vordere anders ausgebildet sein kann, häufig verschieden (Fig. 191). Bei vielen känozoischen und wenigen kretazischen Genera treten die in ihrem verschiedenen Verlauf systematisch wichtigen „Fasciolen" auf, schmale glatte Bänder an der Oberseite der Interambulakralfelder, die winzige, besonders ausgebildete Stacheln tragen (Fig. 191 *A*).

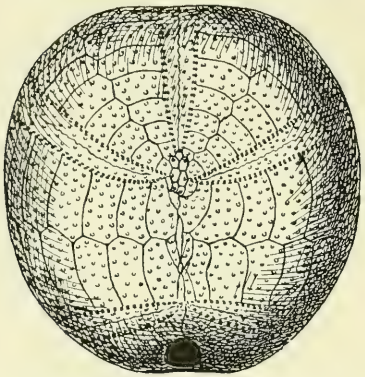


Fig. 189. † *Collyrites elliptica des Moulins* (*U. O. Atelostomata*).
Mittlerer Jura (Bath-Stufe), Beaumont, Frankreich (aus Cotteau 1874).
Gehäuse dorsal $^1/_1$, mit zerrissenem Scheitelschild, d. h. vorn 4 Genitalplatten und Enden der drei vorderen Ambulakra (Trivium), davon getrennt hinten Enden der zwei hinteren Ambulakra (Bivium), After an der Hinterseite, Ambulakralfelder bandförmig.

Bei der einen Überfamilie, *Holasteroidae*, mit bandförmigen Ambulakra, die jetzt fast nur in der Tiefsee in wenigen Genera vertreten ist, in Kreide und Jura aber formenreich war, ist das Scheitelschild oft stark verzerrt, so daß die hinteren zwei Ocellarplatten, die Enden des Biviums, von dem vorderen Teile ganz getrennt sind (Fig. 189 u. 198, S. 161).

Bei der anderen Überfamilie, *Spatangoidae*, ist aber das Scheitelschild normal, und der After liegt stets am Hinterrand, dafür sind die Ambulakra petaloid, und der Hinterrand des Mundes dient meist als eine Art Unterlippe zur Aufnahme der Sand- und Schlammnahrung. Sie herrscht in der Gegenwart in allen Meeren, auch in der Tiefsee, geht aber nur bis in die Kreide zurück (Fig. 190, 191 und 192).

3. Ordnung: † Palaeoregularia.

Die kleinen bis mittelgroßen, meist kugeligen Angehörigen der paläozoischen Ordnung haben bandförmige Ambulakra aus zwei, selten mehr Reihen fast stets einfacher Tafeln und Interambulakra aus einer

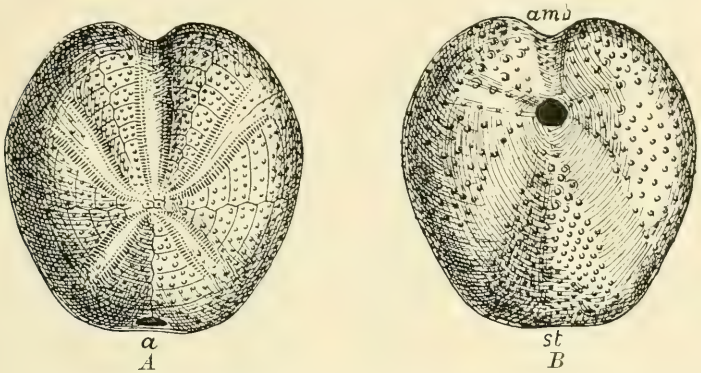


Fig. 190. † *Toxaster* († *Echinospatagus*) *complanatus Ag.* (*U. O. Atelostomata*).

Unterste Kreide (Neokom), Frankreich (aus d'Orb. 1855).

A Gehäuse $^1/_1$, herzförmig, Dorsalseite mit ungleichen Ambulakralfeldern ohne Fasciole, *a* After. *B* Ventralseite mit *sternum st* hinter dem vorgerückten fünfeckigen Mund, vorderes Ambulakralfeld *amb* vertieft.

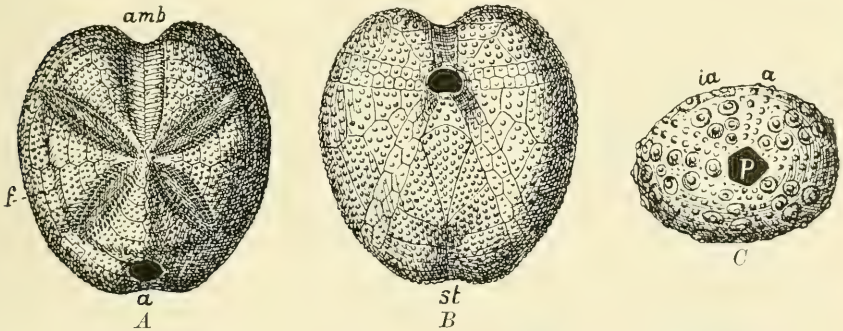


Fig. 191. *Hemiaster* † *Meslei Peron et Gauthier* (*U. O. Atelostomata*).

Obere Kreide (Cenoman), Batna in Algier (aus Cotteau, Peron et Gauthier 1878).

Gehäuse $^1/_1$. *A* die Dorsalseite zeigt das vordere unpaare Ambulakralfeld *amb* bandförmig und vertieft, die zwei anderen Paare petaloid und ungleich lang, die peripetale Fasciole *f* und den After *a* an der Hinterseite. *B* die Ventralseite zeigt das vorgerückte zweilippige Peristom vor dem *sternum st*. *C Hemiaster cavernosus Ag.* Rezent, Kerguelen-Insel (aus A. Agassiz 1881). Gehäuse der noch regulären Jugendform vergr. Ventralseite mit noch fünfeckigem, zentralem Peristom *p*, gleichartigen Ambulakralfeldern *a* und Interambulakralfeldern *ia*, der After liegt in diesem Stadium noch im Scheitelschild.

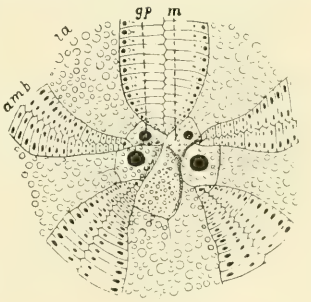


Fig. 192.

Schizaster † *howa Tornq.* (*U. O. Atelostomata*).

Alttertiär (Eocän), Madagaskar (aus Tornquist 1903).

Scheitelschild vergr., mit nach hinten verlängerter Madreporenplatte *m* und vier Genitalporen *gp*, während die geologisch jüngeren Arten nur zwei oder drei haben, *amb* Ambulakralfeld, *ia* Interambulakralfeld mit kleinen Warzen.

oder mehr als zwei Reihen fünf-, sechs- oder viereckiger Tafeln, die oft verschiebbar sind, ihren After im regulären Scheitelring und im zentralen Peristom ein wohl entwickeltes Kiefergebiß.

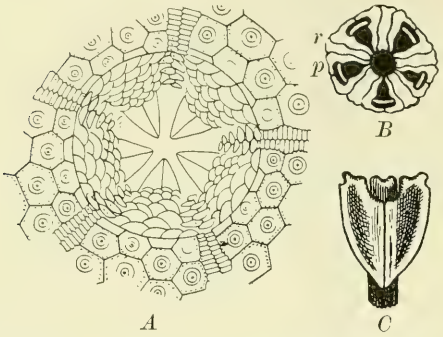


Fig. 193. † *Echinocrinus* († *Archaeocidaris*) *Wortheni Hall* (*U. O.* † *Lepidocidaroidea*).

Unterkarbon von St. Louis in Missouri (aus Jackson 1896). *A* Oralseite etwas ergänzt, sowohl die Tafeln der schmalen zweireihigen Ambulakra wie der breiten mehrreihigen Interambulakra setzen sich auf das Peristom, aber locker und schuppig fort. Dort sind auch Teile des Kiefergebisses auseinandergequetscht sichtbar. *B* † *Echinocrinus* († *Archaeocidaris*) *rossica M. v. K.* Mittelkarbon (oberer Bergkalk) von Mjatschkowa bei Moskau (aus Trautschold 1879). Kiefergebiß von der aboralen Seite ohne die sog. Gabelstücke $^1/_1$. *p* Pyramidenstücke je mit einem Zahn, *r* Schaltstück. *C* Pyramidenstück desselben von der Außenseite, aus 2 Hälften bestehend, Zahn unten zerbrochen.

Ihre **1. Unterordnung,** † ***Lepidocidaroidea*** (= † *Archaeocidaroidea*), steht den *Cidaroidea* sehr nahe. Die Ambulakra sind hier schmal und zweireihig, die breiten Interambulakra bestehen aber aus 4 bis 11 Reihen. Die Tafeln sind bei den mit starken Primärstacheln versehenen *Lepidocidaridae* (Fig. 193) etwas, bei den † *Lepidocentridae* aber stark schuppig (Fig. 194). Die wenigen Angehörigen finden sich im Perm bis Devon Europas, Nordamerikas, Vorderindiens und Australiens.

Etwas zahlreicher sind die im Karbon Nordamerikas und Europas verbreiteten, oft recht stattlichen Vertreter der **2. Unterordnung,** † ***Melonitoidea***, wo die Interambulakralreihen auf vier bis neun, die zwei Ambulakralreihen durch Einschaltung auf vier bis zehn vermehrt und so die Ambulakra meist breit und zugleich mit vielen Porenpaaren versehen sind (Fig. 195). Die Stachelwarzen sind hier fast stets winzig und die Tafeln bei einer Familie schuppig.

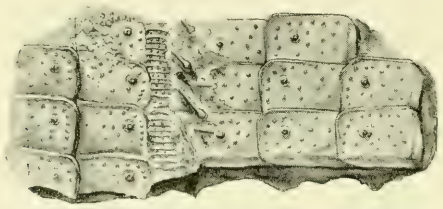


Fig. 194. † *Lepidocentrus Muelleri Schultze* (*U. O.* † *Lepidocidaroidea*).

Mitteldevon, Gerolstein, Eifel (Orig. in München). Stück der *Corona* $^3/_4$. Ambulakraltäfelchen, beiderseits interambulakrale Tafeln und Stachelreste.

Eine isolierte Stellung nimmt das eine Genus der **3. Unterordnung** † ***Bothriocidaroidea*** im tiefsten Untersilur Estlands ein, eine sehr kleine, fest getäfelte Form mit kleinen Stacheln (Fig. 196). Denn seine Interambulakra bestehen wie in früher Jugend bei rezenten Seeigeln nur aus einer Tafelreihe, die nicht bis zum

Peristomrand reicht, die ambulakralen Scheitelplatten sind größer als die interambulakralen, und eine soll als Madreporenplatte dienen, auch ist ein Gebiß nicht sicher nachgewiesen.

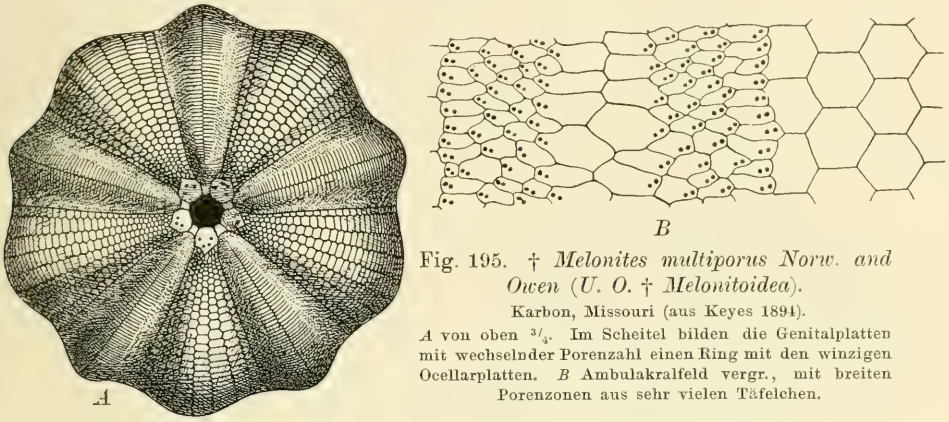


Fig. 195. † *Melonites multiporus Norw. and Owen* (*U. O.* † *Melonitoidea*).
Karbon, Missouri (aus Keyes 1894).
A von oben $^3/_4$. Im Scheitel bilden die Genitalplatten mit wechselnder Porenzahl einen Ring mit den winzigen Ocellarplatten. *B* Ambulakralfeld vergr., mit breiten Porenzonen aus sehr vielen Täfelchen.

4. Ordnung: † Palirregularia (= † Cystocidarida).

Zwei unvollkommen bekannte Genera des Obersilurs von Schottland haben einen im hinteren Interambulakrum gelegenen After, neben dem die Madreporenplatte liegen soll, während ein Scheitelschild nicht gefunden ist, auch bestehen die breiten Interambulakra aus vielen dünnen, irregulären und verschiebbaren Täfelchen, am Peristom aber nur aus je einem, und die radialen Ambulakralgefäße sollen, wohl ähnlich wie bei manchen *Clypeastroidea*, auch innen von Kalkplatten überdacht sein. Im Besitz kleiner Warzen und Stacheln und besonders eines Kiefergebisses sowie zwei- oder vierreihiger schmaler bandförmiger Ambulakra gleichen sie normalen Seeigeln.

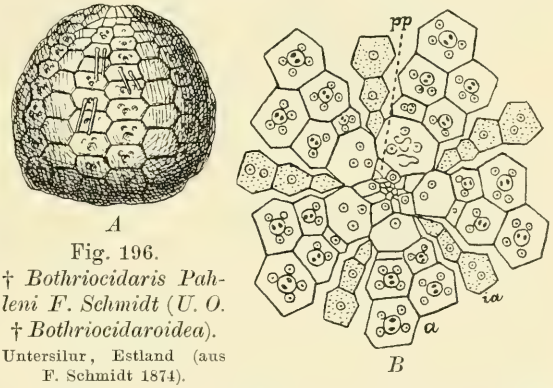


Fig. 196. † *Bothriocidaris Pahleni F. Schmidt* (*U. O.* † *Bothriocidaroidea*).
Untersilur, Estland (aus F. Schmidt 1874).
A seitlich $^2/_1$, mit Stachelresten auf dem Ambulakralfeld. *B* † *Bothriocidaris globulus Eichw.* (aus Jäkel 1894). Scheitelschema $^5/_1$. *a* Ambulakralplatten mit je einem Porenpaar in einer Grube und mehreren Warzen, am Scheitel mit großer Ocellarplatte beginnend, *ia* Interambulakralfeld einreihig mit Warzen, am Scheitel mit kleiner, anscheinend undurchbohrter Genitalplatte beginnend, *pp* getäfeltes Periprokt.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Seeigel.

Die rezenten Seeigel leben meistens gesellig vor allem im Seichtwasser warmer Meere. Einige wenige *Regularia* graben sich mit ihrem Gebiß und wohl unter Beihülfe der Stacheln Löcher in Felsen aller Art, die meisten aber wohnen auf Sand- oder Schlammboden. Ihr Gehäuse, soweit es fest gefügt ist, hat daher gute Aussicht, erhalten zu werden, und so ist es erklärlich, daß bis auf wenige kleine Familien aberranter *Spatangoidae* alle rezenten Familien fossil vertreten sind und daß die fossilen Seeigel an Zahl der Gattungen und Arten die lebenden weit übertreffen und zu den bestbekannten Fossilien gehören. Denn wenn auch die losen Skeletteile fast nie im Zusammenhang und davon nur isolierte größere Stacheln häufig erhalten sind und auch das Scheitelschild selten gut konserviert ist, gibt das feste Coronaskelett, ja oft selbst ein Bruckstück davon doch leidlich guten Aufschluß über Bau und Stellung des Fossils.

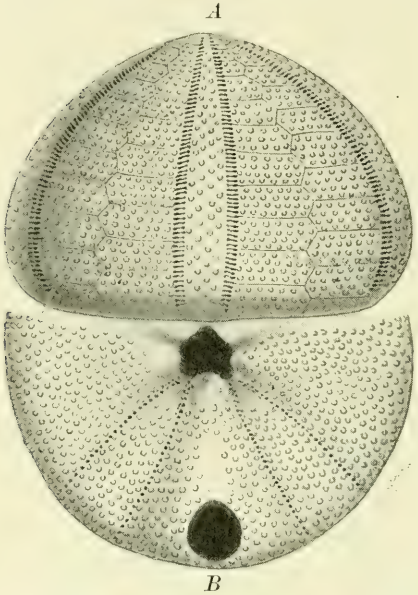


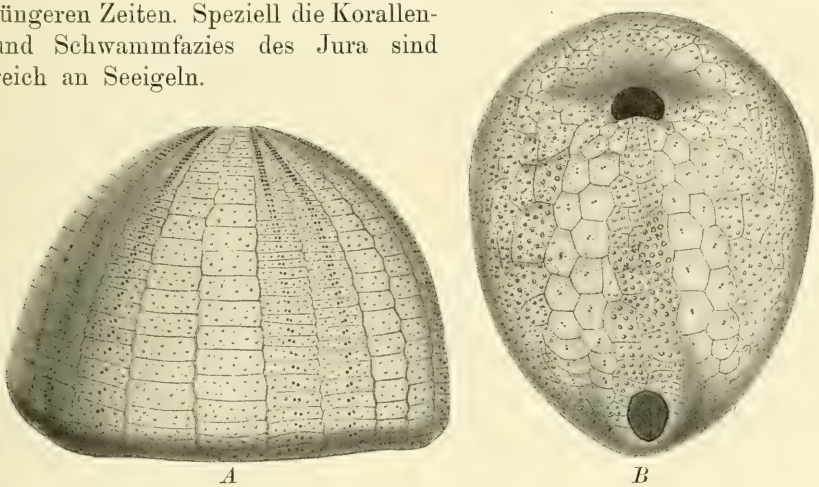
Fig. 197. † *Conoclypeus conoideus Goldf.* (*U. O. Gnathostomata*).
Alttertiär (eocäner Nummulitenkalk), Kressenberg in Oberbayern (aus Quenstedt 1875).
Junges Exemplar $^1/_1$. *A* seitlich mit gejochten, *B* ventral mit runden Poren, After unter dem Rand.

In der Gegenwart spielen *Asternata* und *Spatangoidae* weitaus die Hauptrolle, und von den *Regularia* sind nur die *Diademoidea* außer den *Saleniina* formenreich. So ziemlich dasselbe Verhältnis herrschte auch im Tertiär, in welchem besonders die alttertiären Nummulitenschichten, also Ablagerungen in warmem Seichtwasser (Seite 42), reich an z. T. stattlichen Formen sind, wie † *Conoclypeus* (*Holectypoidea* Fig. 197), während in jungtertiären Küstenablagerungen z. B. der Mittelmeerländer *Clypeastroidea* nebst anderen eine große Rolle spielen. Von Tiefseeformen kennt man aber aus dem Tertiär nur sehr wenige, und die eocänen Seeigel schließen sich schon mehr denen der Kreide an.

In die Zeit der oberen und mittleren Kreide fällt der Höhepunkt der Entwicklung vieler Gruppen der *Regularia* und *Irregularia*, und

es sind fast alle ihre fossil bekannten Familien mehr oder weniger gut vertreten. Die *Sternata* sind noch formenreich, und hier fand man auch Verwandte der jetzigen Tiefseeformen, z. B. † *Echinocorys* (Fig. 198).

In der unteren Kreide fehlen schon die *Clypeastroidea* und finden sich die ältesten *Spatangoidae*, doch sind die *Irregularia* hier wie im oberen und mittleren Jura durch *Holasteroidae*, *Asternata* und *Holectypoidea* noch gut repräsentiert. Daneben treten aber *Cidaroidea*, *Diadematina* und *Saleniidae* besonders im Jura viel stärker hervor als in jüngeren Zeiten. Speziell die Korallen- und Schwammfazies des Jura sind reich an Seeigeln.



A *B*

Fig. 198. † *Echinocorys* (†*Ananchytes*) *ovatus Leske* (*U. O. Atelostomata*).
Obere Kreide (Schreibkreide, Senon), Coesfeld in Westfalen (aus Goldfuß 1826).
A konisches Gehäuse seitlich $^2/_3$, *B* Ventralseite mit querovalem, vorgerücktem Mund und After unter dem Hinterrand.

Gegenüber dieser Fülle von Formen und Individuen sind in allen älteren Formationen Seeigel in der Regel sehr selten. Im Lias finden sich zwar noch wenige erste Vertreter der *Irregularia* teils mit schwachem, teils ohne Kiefergebiß, sonst aber gehen auch von den *Regularia* fast nur die *Cidaridae* bis in das Perm zurück, denn neben ihnen fand man in der Trias beinahe nur an einer Lokalität, St. Cassian in Südtirol, wenige Reste von *Diademoidea* und im Perm dürftige Bruchstücke von † *Lepidocidaridae*.

Reicher ist der Kohlenkalk, speziell der unterkarbonische Europas und Nordamerikas, in welchem außer letzteren † *Melonitoidea*, manchmal in zahlreichen und z. T. großen Individuen vorhanden sind. Aus dem Devon kennt man aber nur wenige † *Lepidocidaroidea*, aus dem Obersilur die zwei Genera der † *Cystocidarida* und aus dem unteren † *Bothriocidaris*, alle nur aus Europa.

Wenn sich also die Seeigel fast ebensoweit zurückverfolgen lassen als die ersten zwei Klassen der Stachelhäuter, so sind sie doch offenbar viel jünger. Denn sie blühten erst nach dem mittleren Mesozoikum, haben erst darnach im Känozoikum ihre größten Vertreter unter den *Diademoidea (Echinothuriidae)* und *Gnathostomata (Clypeastridae)*, wenn auch schon im Unterkarbon † *Melonitoidea* von etwa 2 dm Durchmesser lebten, und besaßen im älteren Paläozoikum nur sehr wenige, von den jüngeren stark verschiedene Vertreter.

Obwohl infolge der Seltenheit von Resten ihre Entwicklung vor der Zeit des mittleren Jura nur ganz unvollkommen bekannt ist, lassen sich doch gewisse Hauptzüge jetzt schon erkennen, und in den jüngeren Formationen kann man sie sogar genauer verfolgen; auch ist hier hervorzuheben, daß die oben aufgestellten Abteilungen der Seeigel mehrfach wenigstens durch morphologische Übergänge verknüpft erscheinen.

So steht fest, daß die meistens ellipsoidischen regulären Formen mit bandförmigen gleichartigen Ambulakra und Interambulakra, mit wohlentwickeltem Kiefergebiß im zentralen Peristom und mit zentralem After die Vorläufer der zweiseitig symmetrischen, z. T. gebißlosen *Irregularia* sind, wofür auch die Ontogenie Wahrscheinlichkeitsbeweise liefert (Fig. 191 *C*, S. 157), während nur die zeitlich und in ihrem Bau so isoliert stehenden † *Cystocidarida* dieser Feststellung in manchem widersprechen. Auch sind offenbar komplizierte Großplatten, Petalodien, Floscellen und stark ungleiche Ambulakra sowie Fasciolen Bildungen jüngerer Zeit, da sie erst in der Jura- oder Kreideformation auftreten.

Die † *Lepidocidaroidea* erscheinen mit den *Cidaroidea* zeitlich und in ihrem Bau so eng verknüpft, daß sie recht gut in direkte stammesgeschichtliche Beziehung zu bringen sind, ob sich aber von letzteren alle anderen *Regularia* und damit auch die *Irregularia* ableiten lassen, ist bei der geringen Kenntnis permotriassischer Seeigel noch nicht zu entscheiden. Immerhin ist bemerkenswert, daß manche *Diademoidea* des Lias den *Cidaridae* noch sehr ähnlich sind, und daß hier erst ihre Ausbildung von Großplatten der Ambulakra zu beginnen scheint. Sehr wahrscheinlich ist auch, daß aus den *Holectypoidea* einerseits die *Clypeastroidea*, andererseits durch Verlust des Gebisses die *Asternata*, und aus ihnen wieder die zwei Hauptfamilien der *Sternata* im Laufe des Mesozoikums hervorgingen.

Wenn es ferner auch scheint, daß die lebenden Seeigel mit lockerer Corona, die *Echinothuriidae*, infolge von Skelettrückbildung aus fest gepanzerten *Diadematina* des Jura sich entwickelten, ist es doch auf-

fällig, daß trotz geringerer Erhaltungsfähigkeit nicht verfestigter Gehäuse solche unter den präjurassischen überwiegen. Doch ist die Frage, ob solche Formen die primitivsten sind, nicht zu entscheiden, denn wenn auch die ältesten *Cidaridae*, die † *Lepidocidaroidea*, manche † *Melonitoidea* und die † *Cystocidarida* mehr oder weniger bewegliche Tafeln haben, ist der untersilurische, also älteste Seeigel schon fest getäfelt.

Sehr bemerkenswert ist aber die Festlegung der Tafelreihenzahl der Corona, die im Paläozoikum stark schwankt, während im Mesozoikum nur wenige *Regularia*, die † *Tiarechinidae* der oberen Trias und † *Tetracidaris* in der Kreide, eine Ausnahme bilden, und dann fast völlige Konstanz speziell bei den höchstspezialisierten Seeigeln, den *Irregularia*, herrscht. Offenbar gehen darin die Ambulakralfelder voran, da sie nur bei einigen karbonischen und präkarbonischen Genera nicht zweireihig sind.

Endlich ist die lange Lebensdauer primitiver Genera, wie *Cidaris* (Perm bis jetzt), *Salenia* (Kreide bis jetzt) und † *Pseudodiadema* (Lias bis Alttertiär) hervorzuheben, während sonst die Genera der Seeigel sich nur selten durch einige Formationen verfolgen lassen, womit übereinstimmt, daß auch die Arten im allgemeinen sehr kurzlebig sind. Deshalb sind die Seeigel zur Charakterisierung zeitlicher Abschnitte gut brauchbar (Fig. 192, S. 157). Die lebenden sind auch tiergeographisch wichtig, die fossilen aber, besonders in der Südhemisphäre, dafür noch zu wenig bekannt.

4. Klasse: Holothurioidea, Seewalzen.

Bei den Seewalzen ist der Körper in der Hauptachsenrichtung gestreckt und mit meist deutlicher zweiseitiger Symmetrie wurmförmig, die Ambulakralfüßchen fehlen oder dienen nur in drei nach unten gekehrten Ambulakren zur Fortbewegung. Das Skelett ist fast nur in Form isolierter, allermeist mikroskopisch kleiner Anker, Rädchen usw. (Fig. 199) in der Haut und den Ambulakralanhängen vorhanden. Selten wie bei *Psolus*, sind größere Hautschuppen ausgebildet, dagegen oft an Mund und After ein Kreis von fünf oder zehn größeren Platten.

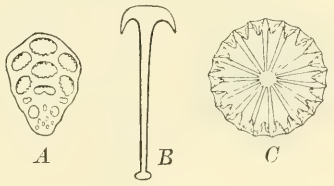


Fig. 199.
Synapta († *eocaena Schlumb.*) (1890) (*O. Paractinopoda*).
Alttertiär (eocäner Grobkalk), bei Paris. *A* Ankerplatte, *B* Anker $^{90}/_{1}$, *C* (?) *Myriotrochus* † *elegans Schlumb.* Rädchen.

Die Tiere leben frei, in der Regel in Schlamm und Sand eingegraben, besonders häufig an Korallenriffen. Nach ihrem Tode zerstreuen sich natürlich die

meist so winzigen Skeletteile, deren Form nur ausnahmsweise charakteristisch genug ist, daß sie einzeln zur Bestimmung von Gattungen oder gar Arten ausreichen. So ist es natürlich, daß man die *Holothurien* zwar in sehr seltenen isolierten Skeletteilen bis in das Karbon zurückverfolgen kann, aber nur wenige alttertiäre Reste des Pariser und Mainzer Beckens als zu rezenten Genera der *Synaptidae* gehörig festzustellen imstande war (Fig. 199 *A*, *B*).

Es sind also nur Angehörige der einen **Ordnung *Paractinopoda***, in welcher die ambulakralen Radiärkanäle und deren Füßchen fehlen, fossil sicher nachgewiesen, doch beweist das bei den dargelegten Verhältnissen nicht, daß sie älter sind als die jetzt zahlreicheren Vertreter der anderen Ordnung, *Actinopoda*, bei welchen Radiärkanäle und gewöhnlich auch Füßchen entwickelt sind.

Diagnosen der Echinodermen-Gruppen.

1. Klasse: ***Pelmatozoa.*** Fast stets am Meeresboden mit einem gegliederten Stiel oder direkt aboral festsitzend. Körper sack- bis kugelförmig, mit Kalktafeln gepanzert, die meistens in fünfzähligen Kränzen angeordnet sind. Auf der Oralseite leiten die Nahrung flimmernde meist verzweigte Ambulakralfurchen zum fast stets zentralen Munde, die in der Regel ebenso wie er durch Deckplättchen geschützt sind, und die sich auf gegliederte bewegliche Arme fortsetzen. After interambulakral fast stets auf der Oralseite. Rezent bis Mittelkambrium.

1. Unterklasse: *Crinoidea*, Seelilien. Selten frei beweglich und ungestielt. Kelch aboral und seitlich mit fünfzähligen Kränzen von Kalktafeln fest gepanzert, auf der Oralseite (Kelchdecke) in der Regel irregulär, schwach oder nicht. An ihrem Rande entspringen fünf gewöhnlich verästelte Arme, meistens mit *Pinnulae*. Rezent bis Untersilur.

   1. Ordnung: *Larviformia.* Meist sehr klein und mit rundem Stiel, Kelch aus *B*, *R* und als Decke mit 5 großen *O*. Arme einfach, meistens unverästelt. Rezent Tiefsee, fossil oberer Jura, Unterkarbon bis Obersilur.
   2. Ordnung: †*Fistulata.* Klein bis stattlich, fast stets mit rundem Stiel, Kelch oft mit *IB* und stets mit *IRA*, Decke dünn getäfelt mit großer Afterröhre. Arme meist verästelt, oft zweizeilig. Perm bis Untersilur.
   3. Ordnung: *Articulata.* Öfters ungestielt, mit meist dicken Kelchplatten, *IB* meistens in Reduktion, *B* manchmal auch, *IR* selten vorhanden; Kelchdecke fein getäfelt oder häutig, die Armbasen mit umfassend, Arme fast stets verästelt, sehr selten zweizeilig. Mund nicht unter Täfelchen. Rezent Tiefsee und Seichtwasser, fossil bis mittlere Trias, Formen ohne Pinnulae im Mittelkarbon bis Silur.
   4. Ordnung: †*Camerata.* Oft stattlich, stets gestielt. Meist mit zahlreichen *IR*, auch Decke fest getäfelt. Unterer Teil der verzweigten, meistens zweizeiligen Arme unbeweglich mit in die Kelchwand hereinbezogen. Unterkarbon bis Untersilur.

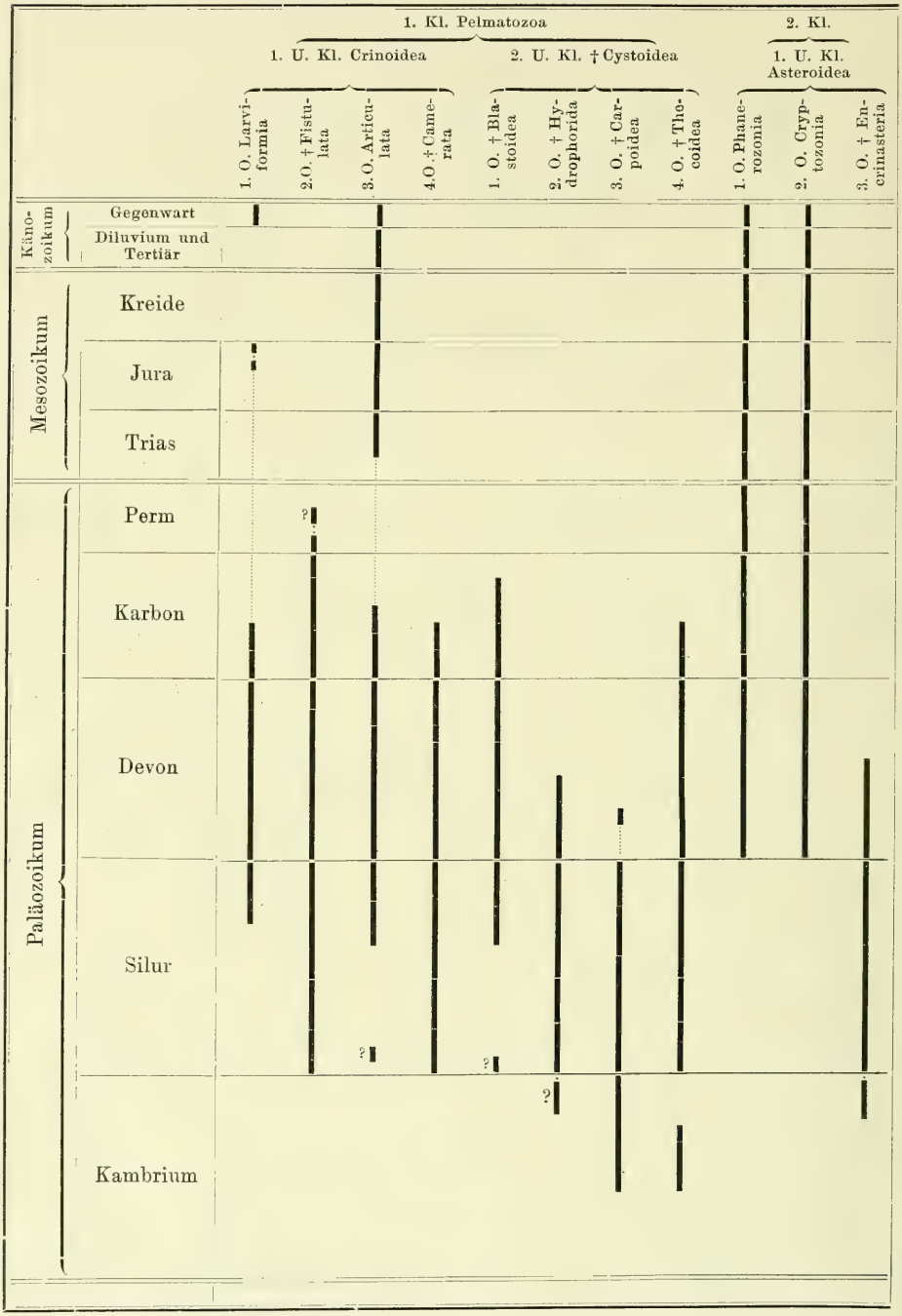
2. Unterklasse: †*Cystoidea.* Meist kurzgestielte Bodenbewohner. Kelchpanzerung allseitig fest, streng fünfzählig bis ganz irregulär, einfache wenige Arme ohne *Pinnulae* direkt am Mund oder von ihm aus zwei bis fünf meist mit kleinen

Ärmchen besetzte Ambulakralfurchen auf oder in der Tafeldecke. Oberkarbon bis Mittelkambrium.

1. Ordnung: † *Blastoidea.* Kelch knospenförmig, meist mit rundem Stiel, regelmäßig fünfzählig aus 13 Haupttafeln mit eingelagerten fünf geraden, kompliziert gebauten Ambulakralfeldern und ihnen parallelen Hydrospiren (inneren Röhrenbündeln). Ärmchen zart, sehr zahlreich. After dicht am Mund. Permokarbon bis Obersilur.
2. Ordnung: † *Hydrophorida.* Meist beutelförmig bis kugelig und gestielt. Irregulär bis fünfzählig fest gepanzert, alle oder einige Tafeln mit Doppelporen oder Porenrauten. Zwei bis fünf Arme am Mund oder zwei bis fünf, oft verzweigte Ambulakralfurchen mit Ärmchen. Zwischen Mund und After ein oder zwei kleine Öffnungen. Devon bis Untersilur.
3. Ordnung: † *Carpoidea.* Seitlich platt, oft zweiseitig symmetrisch und Vorder- und Hinterseite ungleich, nicht fünfzählig. Irregulär mit dichten Tafeln gepanzert. Stiel getäfelt oder aus runden Gliedern. Ambulakralorgane ungenügend bekannt. Lage des Afters unsicher. Unterdevon bis Mittelkambrium.
4. Ordnung: † *Thecoidea.* Aboral direkt festsitzend, meist scheibenförmig. Streng fünfteilig; irregulär, oft schuppig getäfelt. Fünf einfache Ambulakralfurchen auf der Täfelung, ohne Arme. Afteröffnung auf der Oralseite. Unterkarbon bis Mittelkambrium.

2. Klasse: ***Asterozoa.*** Freie Bewohner des Meeresbodens. Locker gepanzerte, fein stachelige Scheibe mit fünf platten Strahlen oder runden Armen in der Fünfzahl. Mund und fünf Ambulakralfurchen ventral. Stets besonderes inneres Mundskelett und fünf radiale Doppelreihen von *Ambulacralia* und *Adambulacralia* vorhanden. Rezent bis oberstes Kambrium.

1. Unterklasse: *Asteroidea,* Seesterne. Die Scheibe läuft in fünf oder mehr nicht scharf abgesetzte, oft sehr kurze Strahlen aus. Die in ihnen unter Darmanhängen und Geschlechtsorganen von zwei Reihen gegen-, selten wechselständiger Ambulakralbalken überdachten Ambulakralfurchen sind ventral offen und besitzen Füßchen. Rezent bis Oberkambrium.
   1. Ordnung: *Phanerozonia.* Mit großen oberen und unteren Randplatten und breiten gegenständigen *Ambulacralia.* Rezent bis Devon.
   2. Ordnung: *Cryptozonia.* Mit verkümmerten Randplatten, kleinen *Ambulacralia,* oft mit mehr als fünf und deutlich abgesetzten Strahlen. Rezent bis Devon.
   3. Ordnung: † *Encrinasteria.* Mit oder ohne Randplatten. In den fünf Strahlen alternierende *Ambulacralia.* Devon bis Oberkambrium.
2. Unterklasse: *Ophiuroidea,* Schlangensterne. Mit zylindrischen, scharf von der Scheibe abgesetzten Armen. In ihrem Inneren nur die meist zu einer Reihe von Armwirbeln verschmolzenen *Ambulacralia* und die Ambulakralfurche, die ventral von der Armhaut, meist auch von einer Längsreihe von Platten überdeckt ist. Tentakeln statt Füßchen, kein After. Rezent bis Untersilur.
   1. Ordnung: *Streptophiurae.* Armwirbel mit Knopfgelenken. Rezent, Karbon bis Untersilur.
   2. Ordnung: *Cladophiurae.* Armwirbel mit Sattelgelenken. Rezent, fossil unsicher bis Obersilur.
   3. Ordnung: *Zygophiurae.* Armwirbel mit komplizierten Gelenken. Einfache Arme mit vier Schildreihen. Rezent häufig, bis Trias.
   4. Ordnung: † *Lysophiurae. Ambulacralia* unverschmolzen, z. T. wechselständig. Arme ohne Rücken- und Bauchschilder. Devon und Silur.


1. Kl. Pelmatozoa
2. Kl.
1. U. Kl. Crinoidea
2. U. Kl. †Cystoidea
1. U. Kl. Asteroidea
1. O. Larviformia
2. O. †Fistulata
3. O. Articulata
4. O. †Camerata
1. O. †Blastoidea
2. O. †Hydrophorida
3. O. †Carpoidea
4. O. †Thecoidea
1. O. Phanerozonia
2. O. Cryptozonia
3. O. † Encrinasteria
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium
?

Asterozoa
2. U. Kl. Ophiuroidea
3. Kl. Echinoidea
4. Kl. Holothurioidea
1. O. Streptophiurae
2. O. Cladophiurae
3. O. Zygophiurae
4. O. †Lysophiurae
1. O. Regularia
2. O. Irregularia
3. O. †Paläoregularia
4. O. †Palirregularia
1. O. Actinopoda
2. O. Paractinopoda
?
?
?
?
?
?

3. Klasse: ***Echinoidea***, Seeigel. Freie Bewohner des Meeresbodens. Kugelig, konisch, scheiben- oder herzförmig mit festem, selten schuppigem, fünfzähligem Tafelpanzer in meridionalen Reihen, mit beweglichen Stacheln besetzt. Vom ventralen Mund laufen fünf durch Doppelporen ausgezeichnete Ambulakralfelder zum aboralen oberen Pol, wo ein Scheitelschild aus besonderen Platten sich befindet. After in ihm oder im hinteren Interambulakrum. Ambulakralfüßchen oft z. T. Atemorgane. Rezent bis Untersilur.
   1. Ordnung: *Regularia*. Ungefähr kugelig, mit je fünf unter sich gleichen ambulakralen und interambulakralen Doppelreihen fünfeckiger Tafeln. Mund mit starkem Kiefergebiß. After im Scheitelschild. Rezent bis Perm.
   2. Ordnung: *Irregularia*. Sehr verschieden gestaltet. Mit fünf ambulakralen und fünf interambulakralen Doppelreihen fünfeckiger Tafeln. After im hinteren Interambulakrum, Mund meistens ohne Kiefergebiß manchmal vor der Mitte, daher mehr oder weniger zweiseitige Symmetrie deutlich. Ambulakralfelder öfters petaloid oder vertieft. Rezent formenreich, bis unterer Jura.
   3. Ordnung: † *Palaeoregularia*. Meist kugelig, fünf Ambulakralfelder mit zwei oder mehr, Interambulakralfelder mit einer oder mehr Reihen vier- bis sechseckiger, manchmal schuppiger Tafeln, unter sich gleich. After im Scheitel, Mund mit Kiefergebiß. Perm bis Devon und im Untersilur.
   4. Ordnung: † *Palirregularia*. Schuppig getäfelt, Ambulakralfelder schmal, Interambulakralfelder breit, irregulär getäfelt, After interambulakral, Mund zentral mit Kiefergebiß. Scheitelschild unbekannt. Zwei Genera im Obersilur.
4. Klasse: ***Holothurioidea***, Seewalzen Wurmförmige freie Bodenbewohner mit meist nur winzigen Hautskelettstücken. Mund am Vorderende. Rezent bis Karbon.
   1. Ordnung: *Actinopoda*. Ambulakrale Radiärkanäle mit Fühlern und meist auch Füßchen. Rezent, fossil nicht sicher.
   2. Ordnung: *Paractinopoda*. Ohne Radiärkanäle und Füßchen. Rezent und Alttertiär, fraglich bis Karbon.

Literatur.

Einzelheiten über Echinodermata: de Loriol: Notes pour servir à l'étude des Echinodermes. Genf 1889—1905.

1. Crinoidea.

Gruppen und Einzelformen:

Bather: On british fossil Crinoidea II. The classification of the Inadunata Fistulata. Ann. Mag. nat. hist., Ser. 6, Bd. 5, London 1890.

Jäkel, O.: Über die Körperform der Holopocriniden. N. Jahrb. f. Miner., Festbd., Stuttgart 1907.

Jäkel, O.: Über Plicatocrinidae, Hyocrinus und Saccocoma. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 44, Berlin 1892.

Springer, Fr.: Uintacrinus, its structure and relations. Mem. Mus. comp. Zool., Bd. 15, Cambridge Mass. 1901.

Wachsmut and Springer: The North American Crinoidea Camerata. Mem. Mus. comp. Anat., Bd. 20, 21, Cambridge Mass. 1897.

Wachsmut and Springer: Revision of the Palaeocrinoidea. Proc. Acad. nat. Sci., Philadelphia 1879, 1881, 1885, 1886.

Faunen:

Tertiär:

Noelli, A.: Contribuzione allo studio dei Crinoidi terziari del Piemonte. Atti Soc. ital. Sci. nat. e Mus. civic. St. nat., Bd. 39, Milano 1900.

Mesozoikum:

de Loriol: Crinoides du terrain jurassique de la France. Paléont. franç., Ser. 1 Terrain jurass., 2 Bde., Paris 1882—1889.

Paläozoikum:

Bather: The Crinoidea of Gotland I. The Crinoidea Inadunata. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 25, Stockholm 1893.

Jäkel, O.: Beiträge zur Kenntnis der palaeozoischen Crinoiden Deutschlands. Palaeont. Abh. Bd. 7, Jena 1895.

Waagen und Jahn: Familles des Crinoides. In Barrande: Système silurien du centre de la Bohême. Bd. 7, Pt. 2, Prag 1899.

2. Cystoidea.

Bather: Pelmatozoa. In Lancaster: A Treatise on Zoology, Pt. 3, London 1900.

Blastoidea.

Etheridge and Carpenter: Catalogue of the Blastoidea in the geological department of the British Museum of natural history, London 1886.

Hambach, G.: A revision of the Blastoidea etc. Trans. Acad. Sci., Bd. 13, St. Louis 1903.

Hudson, G. H.: On some Pelmatozoa from the Chazy limestone. Bull. New York State Museum, Nr. 107, New York 1907.

Hydrophorida, Carpoidea und Thecoidea.

Barrande: Système silurien du centre de la Bohême I. Bd. 7, Prag 1887.

Bather in Reed: The lower palaeozoic fossils of the northern Shan states, Burma. Palaeont. Indica, Ser. 2, Bd. 2, Calcutta 1906.

Jäkel, O.: Stammesgeschichte der Pelmatozoen. I. Thecoidea und Cystoidea. Berlin 1899.

Jäkel, O.: Über Carpoideen, eine neue Klasse der Pelmatozoen. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 52, Berlin 1900.

3. Asterozoa.

Sladen and Spencer: A monograph of the british fossil Echinodermata from the cretaceous formations. Palaeontogr. Soc., London 1891, 1893, 1905, 1907, 1908.

Stürtz: Beitrag und neuer Beitrag zur Kenntnis palaeozoischer Seesterne. Palaeontogr. Bd. 32 und 36, Stuttgart 1886 und 1890.

Stürtz: Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis palaeozoischer Asteroiden. Verh. naturh. Ver. Rheinl. Bd. 56, Bonn 1899.

Asteroidea.

Fraas, E.: Die Asterien des weißen Jura von Schwaben und Franken. Palaeontogr. Bd. 32, Stuttgart 1886.

Gregory, J. W.: On Lindströmaster and the classification of the Palaeasterids. Geol. Magaz., Dec. 4, Vol. 6, London 1899.

Schöndorf, Fr.: Über Archiasterias rhenana Joh. Müller und die Porenstellung palaeozoischer Seesterne. Centralbl. f. Miner., Stuttgart 1907.

Ophiuroidea.

Böhm, G.: Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Ophiuren. Ber. naturf. Ges. Bd. 4, Freiburg 1889.

Gregory, I. W.: On the classification of the palaeozoic Ophiuroidea. Proc. zool. Soc., London 1896.

Echinoidea.

Bau und Systematik:

Clark, H. L.: The Cidaridae. Bull. Mus. Harvard Coll., Bd. 51, Cambridge Mass. 1907/8.

Duncan: Revision of the genera and great groups of the Echinoidea. Journ. Linn. Soc. Zool., Bd. 23, London 1891.

Duncan: On the structure of the Ambulacra of some fossil genera and species of regular Echinoidea. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 41, London 1885.

Gregory, I. W.: On the affinities of the Echinothuridae etc. Quart. Journ. geol. Soc. Bd. 53, London 1897.

Hesse, E.: Die Mikrostruktur der fossilen Echinoidenstacheln und deren systematische Bedeutung. N. Jahrb. f. Miner., Beil. Bd. 13, Stuttgart 1900.

Faunen:

Clark, W. B.: The mesozoic Echinodermata of the United States. Bull. U. St. geol. Surv., Nr. 97, Washington 1893.

Cotteau, Peron et Gauthier: Echinides fossiles de l'Algérie, 4 Bde., Paris 1876—1891.

Cotteau, G.: Echinides reguliers. Paléont. franç., Terrain jurass., Bd. 10, Pt. 2, Paris 1875—1885.

Cotteau, G.: Echinides éocenès. Paléont. franç., Terrain tertiaire, Bd. 1, 2, Paris 1889—1894.

Duncan and Sladen: A monograph of the fossil Echinoidea of Sind. Palaeont. Indica, Ser. 14, Bd. 1—5, Calcutta 1882—1885.

Ebert, Th.: Die Echiniden des nord- und mitteldeutschen Oligocaens. Abh. geol. Specialkarte v. Preußen, Bd. 9, Hft. 1, Berlin 1889.

Klein, Mary: A revision of the paleozoic Palechinoidea, with a synopsis of all known species. Trans. St. Louis Acad. Sci., Bd. 14, St. Louis 1904.

Schlüter, Cl.: Die regulären Echiniden der norddeutschen Kreide I und II. Abh. geol. Specialkarte v. Preußen, Bd. 4, Heft 1 u. geol. Landesanstalt, N. F., Hft. 5, Berlin 1883 und 1892.

Sollas, W. I.: On some silurian Echinoidea and Ophiuroidea. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 55, London 1899.

Tornquist, A.: Das fossilführende Unterkarbon in den Südvogesen, III. Echiniden-Fauna. Abh. geol. Specialkarte Elsaß, Bd. 5, Heft 4, Straßburg 1897.

Holothurioidea.

Ludwig, Dr. H.: Die Seewalzen. Palaeontologie. Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 2, Abt. 3 I, Leipzig 1892.

V. Stamm: Molluscoidea.

Die in der Regel nur einige Zentimeter großen bis mikroskopisch kleinen, zweiseitig symmetrischen Tiere zeichnen sich durch den Besitz eines Darmes in der allermeist vorhandenen Leibeshöhle, eines zentralen Ganglienknotens und von Tentakeln am Mund aus, die zur Atmung und zum Fang von Mikroplankton dienen. Die planktonischen Larven dieser Wasserbewohner sind denjenigen der Ringelwürmer ähnlich und dienen zur weiteren Verbreitung der meist am Meeresboden festsitzenden und durch kutikulare Horn- oder Kalkskelette geschützten Tiere, welche als *Bryozoa* und *Brachiopoda* unterschieden werden.

Die ursprünglich auch hierher gerechneten *Tunicata*, welche eher Beziehungen zu den Wirbeltieren haben, sind fossil ganz unbekannt, obwohl manche Kalkkörperchen enthalten. Ebenso kennt man keine fossilen Verwandten der zwei Gattungen der *Pterobranchia*, von welchen eine, wie auf Seite 73 erwähnt wurde, manche Ähnlichkeit mit † *Graptolithi* zeigt. Sie lassen sich aber besser den Bryozoa vergleichen und stehen den *Balanoglossidae* nahe.

1. Klasse: Bryozoa (Polyzoa), Moostierchen.

Weder die Gruppe der *Phoronidea*, die anhangsweise hierher zu stellen sind, noch die erste Unterklasse *Entoprocta*, sondern nur die eine allerdings sehr formenreiche der zwei Ordnungen *Phylactolaemata* und *Gymnolaemata* der zweiten Unterklasse *Ectoprocta* hat als fossil vertreten für die Paläozoologie Bedeutung, wenn man von etwaigen Spuren der wenigen in Kalkschalen bohrenden *Bryozoa* absieht.

2. Unterklasse: Ectoprocta.

2. Ordnung: Gymnolaemata.

Die höchstens einige Millimeter großen sackförmigen Tierchen, deren Mund von einem Tentakelkranz umgeben ist, bilden fast stets individuenreiche festgewachsene Stöcke (Kolonien, Zoarien) von sehr wechselnder Form in Gestalt von Krusten oder massiven, blattförmigen, moos- oder bäumchenartigen Stöcken und ähneln hierin Hydroidpolypen (s. S. 68ff.), unterscheiden sich aber leicht durch den Besitz einer Leibeshöhle und eines außerhalb des Tentakelkranzes endenden U-förmigen

Darmes. Der Hautmuskelschlauch (*Endocyste*) jedes Individuums scheidet eine hornige, meistens vollständig verkalkende Wand[1]) (= *Ectocyste*) aus, die als ein gewöhnlich tonnenförmiges Gehäuse (= Zelle, = *Zooecium*) das Tierchen umgibt, welches durch deren Mündung (*Ostium*) sein Vorderende herausstrecken oder sie durch einen Horndeckel oder durch Borsten schließen kann. Die Stöcke entstehen durch meist seitliche oder mediane Knospung, nie durch Teilung der Individuen, die manchmal direkt oder durch eine besondere Röhre in Zusammenhang bleiben, häufiger aber durch seitliche Verbindungsporen an der Gehäusewand sekundär in Kommunikation treten (Fig. 200). Ein Zwischengewebe (Coenosark) fehlt, doch umkleidet oder verbindet die Gehäuse manchmal eine zellige oder massive Kalkmasse, z. B. bei den paläozoischen † *Fenestellidae* (Fig. 204, S. 174).

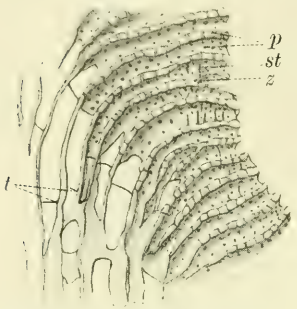


Fig. 200. *Heteropora pelliculata Waters (U. O. Cyclostomata).*
Rezent (aus Nicholson 1889).
Teil eines Stocklängsschliffes $^{20}/_{1}$. Gehäuse röhrenförmig, im zentralen Teile mit dünnen dichten Wänden und sehr dünnen Querböden *t*, in dem senkrecht zur Stockoberfläche umgebogenen Teile mit dicken Wänden, Stacheln *st*, Verbindungsporen *p* und eingeschalteten kleinen Zwischenröhren *z*.

Vielfach findet sich Polymorphismus, indem bald kleinere Gehäuse (*Mesoporen*) zwischen den normalen sind z. B. bei *Heteropora* (Fig. 200), bald zu eigentümlichen Greiforganen (*Avicularia*) oder zu Tastfäden (*Vibracula*) umgebildete Individuen auftreten, die aber nur zum Teil fossile Spuren in Gestalt von Höckern mit ein bis zwei Poren zum Muskelaustritt (*Spezialporen*) oder von kleinen Gruben an der Ventralseite der Gehäuse hinterlassen (Fig. 201). Verbreiteter noch sind die meist rundlichen Brutkapseln (*Ovicellen*), welche für die Larven der zwittrigen Tierchen dienen und durch Umbildung eines ganzen Gehäuses oder nur seines oberen Teiles oder einer Stockpartie entstehen können (Fig. 202).

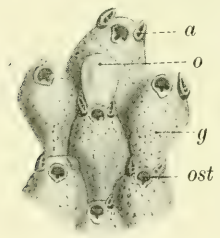


Fig. 201. *Schizoporella † globulifera Neviani (U. O. Cheilostomata).*
Jungtertiär (Oberpliocän) von Farnesina bei Rom (abgeändert aus Neviani 1896).
Kleine Stockpartie von vorn $^{25}/_{1}$. *g* Gehäuse, *ost* dessen Mündung (Ostium), *a* Ansatzstelle eines Aviculariums, *o* Brutkapsel (Ovicelle).

Die jetzt in allen Meerestiefen aller Breiten lebenden *Gymnolaemata* bilden lokal oft ganze Rasen und sind speziell in kaltem Seichtwasser häufig recht stark entwickelt, an Korallenriffen aber nur

1) Kleine Wandpartien bleiben häufig länger unverkalkt, und deshalb erscheinen nicht ausgewachsene fossile Gehäuse oft porös.

ausnahmsweise. Ihre meisten Gattungen und auch viele Arten sind übrigens allgemein verbreitet.

Ihre vier Unterordnungen, die *Cyclostomata*, † *Cryptostomata*, *Cheilostomata* und *Ctenostomata* sind auf die Form der Gehäuse und vor allem von deren Mündung begründet. Letztere, die Anordnung der Gehäuse, das eventuelle Vorhandensein von Zwischengewebe oder das Auftreten von Polymorphismus dient zur Unterscheidung kleinerer Abteilungen, und Details in den erwähnten Verhältnissen sowie die Beschaffenheit der Außen-(=Ventral)seite der Gehäuse werden zur Arttrennung verwandt.

Die früher besonders verwertete Stockform erwies sich als von äußeren Umständen abhängig und auch als nach dem Lebensalter des Stockes verschieden; da sie aber doch vor allem von der Knospungsart bedingt ist, dürfte sie mehr systematischen Wert besitzen, als ihr jetzt oft zugestanden wird. Überhaupt scheint das jetzige System noch ein recht künstliches zu sein.

1. Unterordnung: Cyclostomata.

Einfache Röhren mit nicht verengter endständiger Mündung, deren verkalkte Wand fein konzentrisch geschichtet und gewöhnlich porös ist, bilden die charakteristischen Gehäuse bei der ersten von der Gegenwart bis in das Untersilur zurückreichenden Unterordnung. Zwischen den meistens in ganzer Länge sich aneinander legenden Röhren finden sich manchmal kleinere eingeschaltet, wie z. B. bei *Heteropora* (Fig. 200, S. 172), und oft kommen auch Querböden vor, weshalb von manchen Autoren viele † *Tabulata*, besonders die † *Monticuliporidae* (s. S. 83), als weitere Unterordnung † *Trepostomata* ihnen angereiht werden. Bei

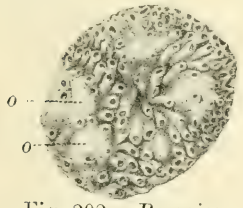


Fig. 202. *Berenicea* † *Archiaci Haime* (*U. O. Cyclostomata*).
Mittlerer Jura (Bath-Stufe), England (aus Gregory 1896). Stock eine Austernschale überziehend, mit Brutkapseln *o* (Ovicellen) $^{4,5}/_{1}$.

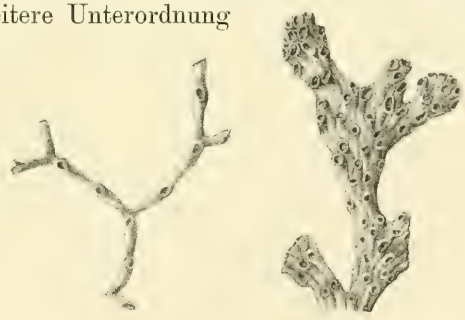
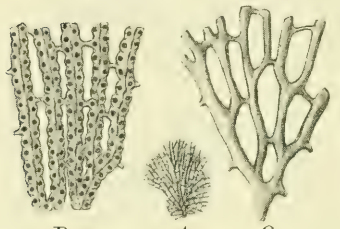


Fig. 203.
Stomatopora (*U. O. Cyclostomata*) (aus Pergens 1889).
A Stomatopora † *longiscata d'Orb.* Obere Kreide (Cenoman) von Mans in Frankreich. Einreihiges Stöckchen $^{15}/_{1}$. *B Stomatopora* † *Toucasiana d'Orb.* Obere Kreide (Senon) von Meudon in Frankreich. Partie eines mehrreihigen Stockes $^{12}/_{1}$.

mesozoischen bis rezenten Formen kommen übrigens nicht selten aus der Umwandlung einer Stockpartie (Fig. 202) oder eines Gehäuses hervorgegangene Brutkapseln, aber keine Avikularien vor. Die bald kriechenden, bald frei aufragenden Stöcke sind sehr vielgestaltig, ein- bis mehrreihig (Fig. 203), ästig oder blatt- bis krustenförmig.

2. Unterordnung: † Cryptostomata.

Die ei-, seltener röhrenförmigen Kalkgehäuse haben bei der vom Perm bis zum Silur in zahlreichen Formen verbreiteten Unterordnung auch eine endständige runde Mündung, sie ist aber in eine Röhre verlängert, die von dichtem oder zelligem Kalk umlagert wird (Fig. 204). Auch zwischen und hinter den Gehäusen finden sich hier oft sekundäre Kalkablagerungen, Brutkapseln und Avikularien sind aber unbekannt. Die Stöcke sind meistens nicht buschig oder krustenförmig, sondern netz-, blatt- und besonders oft trichterförmig.



B *A* *C*

Fig. 204. † *Fenestella foliata Ulrich* (1888) (*U. O. Cryptostomata*). Unterkarbon in Ohio. *A* fast vollständiges Stöckchen $^1/_1$. *B* Innenseite einer Stockpartie mit den Gehäusemündungen $^9/_1$. *C* Außenseite der unteren Stockpartie von *A* $^9/_1$.

3. Unterordnung: Cheilostomata.

Bei der jetzt herrschenden Unterordnung sind die Gehäuse kurz und in der Regel eiförmig. Sie sind meistens seitlich aneinander gereiht, kommunizieren gewöhnlich durch Verbindungsporen nur an bestimmten Wandstellen (Verbindungsplatten), und ihre verengerte, verschieden gestaltete Mündung, die fast immer mit einem beweglichen Chitindeckel versehen ist, liegt an der Ventralseite. Diese verkalkt übrigens bei manchen Formen, wie z. B. bei *Membranipora* nicht, auch gibt es einige wie die *Flustridae*, die ganz unverkalkt, also fossil gar nicht erhalten sind. Besondere Brutkapseln sowie auch Avikularien und Vibrakeln sind in der Regel vorhanden, und zwar entsprechen erstere teils nur dem oberen Teile eines Gehäuses, teils einem vollständigen. Die Avikularien sind in verschiedenem Grade der Differenzierung vorhanden (Fig. 201, S. 172), hinterlassen jedoch bei höchster Ausbildung wie bei *Bugula* keine fossilen Spuren. Die sehr vielgestaltigen Stöcke der *Cheilostomata* spielen nur bis in die Kreidezeit eine große Rolle, im Jura finden sich nur wenige Formen. Die Einteilung in größere Gruppen liegt hier noch sehr im argen.

4. Unterordnung: Ctenostomata.

Bei der letzten Unterordnung, deren Angehörige vor allem durch borstenbesetzte endständige Mündungen ausgezeichnet sind, verkalkt das Skelett nicht. Deshalb kennt man nur wenige dürftige fossile Vertreter im marinen Tertiär Italiens, und es erscheint recht fraglich, ob kleine kriechende kalkige Stöckchen aus dem Paläozoikum Europas und Nordamerikas, wie z. B. die † *Ascodictyonidae Ulrich*, mit Recht hieher gestellt werden.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Gymnolaemata.

Fossile Bryozoen sind keineswegs selten, in manchen Schichten spielen sie sogar eine große Rolle und treten auch gesteinsbildend auf, so daß man von fossilen Bryozoen-Riffen, wie z. B. den † *Fenestella*-Riffen im Perm Thüringens, wie von Korallenriffen spricht, und sehr häufig werden sie als zarte Krusten auf den Skelettresten anderer Marintiere gefunden.

Während die *Ctenostomata* für den Paläontologen kaum in Betracht kommen, spielen die in der Jetztzeit herrschenden *Cheilostomata* dieselbe Rolle auch im Tertiär und sind auch in der Kreide noch sehr häufig und formenreich. Aber dort treten die in der Gegenwart und im Tertiär ziemlich unbedeutenden *Cyclostomata* schon recht hervor und herrschen dann im Jura, wo die ältesten seltenen *Cheilostomata* sich finden. Manche der ersteren lassen sich bis in das Silur zurückverfolgen, weitaus die Hauptrolle im Paläozoikum spielen aber die † *Cryptostomata* in großer Formen- und Individuenmenge.

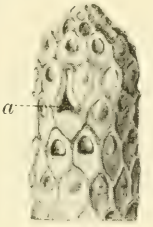


Fig. 205.
† *Meliceritites undata d'Orb.* (*U. O.* ? *Cyclostomata*).
Obere Kreide (Senon) von Chatham in England (aus Gregory 1899).
Zweigende $^{16}/_{1}$. Oben Außenwände der Gehäuse zerbrochen, einige Gehäusemündungen geschlossen, *a* Ansatzstelle eines Aviculariums.

Während im jüngeren Tertiär rezente Arten und im älteren wenigstens noch lebende Genera herrschen, finden sich in früheren Formationen fast nur ausgestorbene Arten. Manche Gattungen lassen sich jedoch sehr weit zurückverfolgen, *Stomatopora* (*Cyclostomata*) sogar bis in das Silur. Im Gegensatz zu dieser Konstanz lassen sich aber viele andere Formen infolge ihrer Kurzlebigkeit zur Charakterisierung bestimmter Zeitabschnitte verwerten.

Über die Entwicklung der *Gymnolaemata* sind wir bei dem dargelegten Stande der Kenntnisse und vor allem, weil die erhaltungsfähigen Skeletteile nur zu wenig Rückschlüsse auf den Bau der Weichteile gestatten, natürlich sehr schlecht unterrichtet. Es scheint,

daß so einfache und alte Formen wie *Stomatopora* (Fig. 203 A, S. 173) den Ausgangspunkt zunächst der *Cyclostomen* bildeten; manche Formen leiten nun zwar morphologisch von ihnen zu *Cheilostomen* über wie die † *Eleidae* des jüngeren Mesozoikums (Fig. 205) durch den Besitz einfacher Avikularien. Es dürften sich jedoch deren direkte Vorläufer eher unter den † *Cryptostomata* finden, die ihrerseits allerdings wohl auch auf *Cyclostomata* zurückgehen, worauf vor allem die Ontogenie ihrer Stöcke hinweist.

Ein Fortschritt zu größerer Kompliziertheit läßt sich endlich wenigstens insofern nachweisen, als Brutkapseln erst vom Mesozoikum an vorkommen und die Avikularien bei den *Cheilostomata* zuerst nur in der wenigst differenzierten Form nachzuweisen sind, während die komplizierteren erst von der Kreide an allmählich herrschend werden.

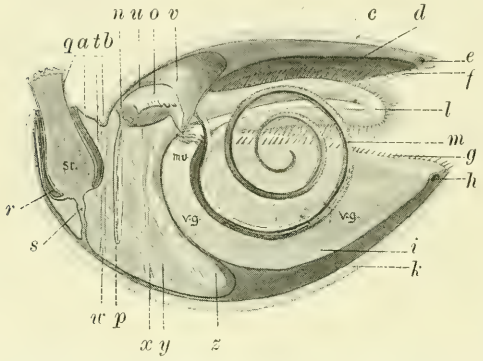


Fig. 206. *Magellanea* (*U. O. Terebratulacea*).

Rezent, schematischer vergrößerter Medianschnitt (abgeändert aus Delage 1897).

Das dorsale Schalenseptum, das dorsale Geschlechtsorgan und das Armgerüst ist weggelassen. Schale und Mantel: *a Deltidium*, *b* Schloßfortsatz, *c* Dorsalklappe mit Poren, *d* dorsaler Mantellappen, *e* Randsinus, *f*, *g* Randborsten, *h* Randsinus, *i* ventraler Mantellappen, *k* Ventralklappe mit Poren. Arme: *l* linke Armschleife mit z. T. abgestutzten Tentakeln, *m* linke Armspirale (Tentakeln und Verbindungshaut abgeschnitten). Eingeweide: *n* Herz, *o* Magen mit abgeschnittenen Anhängen, *p* Darm, blind endend, *mv* Mund mit Tentakeln darunter, *vg* linke ventrale Geschlechtsorgane. Stiel: *st* Stiel mit *q* Cuticula überkleidet, *r* Stieltasche, *s* Stielband. Muskeln: *t* dorsaler Stielmuskel (*M. adjustor*), *u*, *v* hinterer und vorderer linker Schließmuskel (*M. adductor*), *w* hinterer linker Schalenöffner (*M. divaricator*), *x* Schließmuskel (*M. adductor*), *y* ventraler linker Stielmuskel (*M. adjustor*), *z* vorderer linker Schalenöffner (*M. divaricator*).

2. Klasse: Brachiopoda.

Die fast immer zweiseitig symmetrisch gebauten „Armkiemer“ sind stets von einer Dorsal- und Ventralklappe umhüllt. Ihre Körpermasse ist aber auf das hintere Drittel des Schalenraumes beschränkt. Von ihr geht hinten ein Anheftungsorgan, der Stiel, aus, während dorsal und ventral je ein Mantellappen vorhanden ist. Sie umschließen vorn einen weiten Hohlraum, in welchem die zwei tentakelbesetzten Arme liegen, die neben dem Munde entspringen, und zwar zuletzt fast stets in einer Schneckenspirale aufgerollt, sonst aber in ihrem Verlaufe sehr mannigfaltig sind (Fig. 206).

Obwohl die Brachiopoden ihre sogenannte Ventralklappe bei Lebzeiten gewöhnlich nach oben gerichtet haben, werden sie bei der

Beschreibung in der Regel in der aus der Fig. 207 ersichtlichen Weise orientiert, wobei sich die in deren Erklärung angegebenen Bezeichnungen ergeben.

Ihre Klappen, die schon im Larvenstadium als halbkreisförmige flachkonvexe Hornscheibchen (*Protegulum*) von den Mantellappen ausgeschieden werden, wachsen an ihren Rändern selten allseitig konzentrisch weiter, wodurch rundliche Schalen (Fig. 216, S. 184) entstehen, sondern allermeist nur seitlich und vorn stärker, woraus sich die quer gestreckten (Fig. 210, S. 179) oder länglich ovalen (Fig. 213, S. 183) Formen ergeben. In der Regel beträgt übrigens das größte Breiten- oder Längenwachstum nur einige Zentimeter, doch gibt es im jüngeren Paläozoikum fußbreite † *Productus*-Arten.

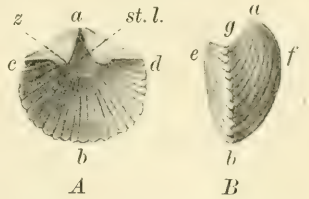


Fig. 207. † *Orthis Davidsoni de Verneuil* (*U. O. Strophomenacea*). Obersilur, Gotland (aus Hall und Clarke 1892).

A Ventralklappe von innen, *B* Schale seitlich $^1/_1$. *a—b* Länge und Durchschnitt der Symmetrieebene, *c—d* Breite, *e—f* Dicke der Schale. *a* Wirbel der Ventralklappe, *c—z—d* ihr Hinter- oder Schloßrand, *c—b—d* ihre Seitenränder und ihr Vorder- oder Stirnrand, *e* Wirbel der Dorsalklappe, *g—b* Schalennaht, *a—c—d Area* mit dreieckigem Stielloch *st. l.*, *z* Schloßzahn der Ventralklappe, *e—g—a Areae* der beiden Schalenklappen im Profil.

Die Form der ausgewachsenen Schalen ist je nach den sehr wechselnden Verhältnissen von Länge, Breite und Dicke recht verschieden, doch kennt man trotz des getrennten Geschlechtes fast aller Brachiopoden keine sekundären Geschlechtsunterschiede.

Der Stiel, der bei der Larve, selten dauernd wie z. B. bei den *Lingulacea*, zwischen den zwei Klappen heraustritt, wird in der Regel vom hinteren Teile der Ventralklappe umwachsen, so daß er durch einen Schlitz hinter dem Anfangsteil (-Wirbel) z. B. bei *Discina* (Fig. 216, S. 184) oder durch ein Loch an ihm wie bei *Magellanea* (Fig. 206 und 208) oder meistens unter ihm

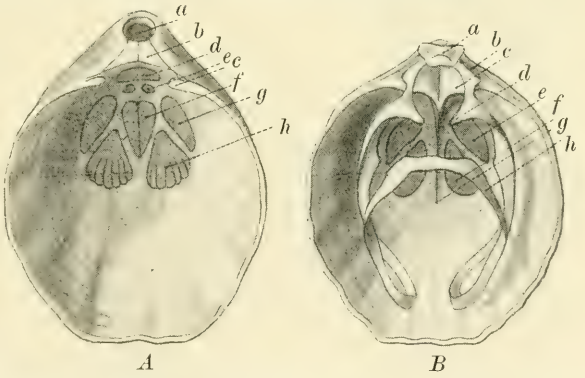


Fig. 208. *Magellanea flavescens Lam.* (*U. O. Terebratulacea*). Rezent (abgeändert aus Davidson 1884).

A Ventralklappe von innen $^2/_3$. *a* Stielloch, *b Deltidium*, *c* Schloßzahn, Ansatzstellen *d* des Stielbandes, *e* des hinteren Schalenöffners, *f* des Schließmuskels, *g* des ventralen Stielmuskels, *h* des vorderen Schalenöffners. *B* Dorsalklappe von innen $^2/_3$. *a* Schloßfortsatz mit Ansatzstellen der Schalenöffner und der dorsalen Stielmuskeln, *b* Zahngrube, *c* Schloßplatte, *d* Schenkel (*Crus*) des Armgerüstes, Ansatzstelle *e, f* des hinteren und vorderen Schließmuskels, *g* Medianseptum, *h* Armgerüstschleife aus ab- und aufsteigendem Ast und Querbrücke.

(Fig. 209*C*) herausragt. Diese Stielöffnung (*Delthyrium*) wird dann sehr oft durch ein unpaares, frühzeitig vom Stiel ausgeschiedenes Kalkplättchen (*Pseudodeltidium*) oder durch später vom Mantel gebildete paarige Plättchen (*Deltidia discreta*) verengt. Sie können bei erwachsenen Formen in der Medianebene zusammenstoßen (*Deltidium sectans*, Fig. 208*A* und *amplectans*), dort sogar verschmelzen (*Deltidium unitum*) und bei manchen alten ausgestorbenen Formen das Stielloch ganz schließen, in welchem Fall der Stiel offenbar rückgebildet, das Tier also von seiner Anheftung frei wird (Fig. 210).

Bei der Umwachsung des Stieles bildet die Ventralklappe in der Regel einen hinten mehr oder weniger vorragenden, oft dorsal gekrümmten Schnabel (Fig. 221, S. 186), und häufig ist dann zwischen ihm und dem Hinterrand der Klappe eine ebene Fläche, die *Area* (Fig. 207), ausgebildet, die seitlich mehr oder weniger gut begrenzt, dorsalwärts sieht und sehr verschieden hoch ist. Sie kann übrigens auch an der Dorsalklappe ein kleines Gegenstück haben (Fig. 207, S. 177).

Der Hinter- oder Schloßrand, an welchem die Klappen hinten (oben) zusammenstoßen, ist bald konvex und kurz, z. B. bei Magellanea (Fig. 208), bald gerade und dann oft lang, z. B. bei † *Spirifer* (Fig. 210). Die Naht genannte Linie, in der seitlich und vorn (unten) die geschlossenen Klappen sich berühren, ist bald eine einfache Kurve (Fig. 213, S. 183), bald ein wenig wellig oder dorsoventral zackig (Fig. 209*A*) oder vorn mit ein bis zwei dorsoventralen Falten (biplikate Form, Fig. 225, S. 188) oder einer Einbuchtung (*Sinus*) versehen je nach der Form der Vorder- (Stirn)ränder der zwei Klappen. Endlich ist deren Oberfläche bald glatt und nur mit mehr oder weniger deutlichen Anwachsstreifen, also mit konzentrischer Skulptur versehen (Fig. 214, 215, S. 183) oder auch oft mit radialen Streifen, Rippen oder Falten (Fig. 207 u. 209), selten auch mit hohlen Stacheln (Fig. 219, S. 185).

Im Innern der meisten Schalen ist am Hinterrand ein Schloß vorhanden, das aus ihm parallelen, symmetrisch angeordneten zwei Zähnen der Ventralklappe und zwei entsprechenden Zahngruben, sowie einem medianen nach unten ragenden, mehr oder weniger entwickelten Schloßfortsatz der Dorsalklappe (Fig. 208) besteht. Sowohl von den Zähnen als von den Zahngruben laufen oft nach vorn sogenannte Zahnstützen als kurze Septen aus, und außerdem kann in jeder Klappe ein verschieden stark entwickeltes Medianseptum sich finden (Fig. 15, S. 20 und 222*C*, S. 187).

Viel wichtiger als sie ist das häufig vorhandene Stützorgan der Arme, das Armgerüst, welches stets neben der Mediane des dorsalen

Schloßrandes entspringt und allerdings oft nur aus zwei im Körperinnern gelegenen bis zu den Armbasen reichenden, mehr oder weniger langen Haken (*Crura*), z. B. bei *Rhynchonella* (Fig. 209), oder Platten besteht. Häufiger aber ist es in den basalen Armteilen und deren Verbindungsmembranen durch schleifenförmige Bänder mit ein bis zwei Querbrücken

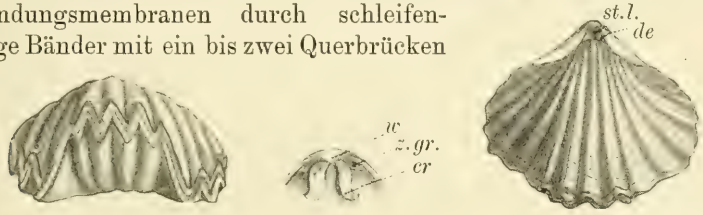


Fig. 209. *Rhynchonella* † *quadriplicata Quenst.* (*U. O. Rhynchonellacea*).
Mittlerer Jura, Württemberg und England (aus Quenstedt 1871).
A Schale von vorn, zackige Stirnnaht mit dorsalem Wulst und ventraler Bucht (*Sinus*) $^1/_1$. *B* Oberende der Dorsalklappe von innen. *cr Crus* des Armgerüstes, *w* Wirbel, *z. gr.* Zahngrube. *C* Schale mit starken Radialrippen, dorsal, $^1/_1$, *de Deltidium*, *st.l.* Stielloch.

(*Juga*) fortgesetzt (Fig. 208 *B*, S. 177) oder sogar bis in die letzten Spiralen der Arme (Fig. 210). Nur im letzteren Falle kann also der Paläontologe die Gesamtform der Spiralarme rekonstruieren, es ist aber für ihn sehr beachtenswert, daß bei der ontogenetischen Entwicklung der Armgerüste sehr verschiedene Stadien durchlaufen werden, die sich manchmal bei anderen Gattungen dauernd nachweisen ließen, z. B. bei *Magellanea* (Fig. 208) nacheinander die Formen von sieben andern, bemerkenswerter Weise aber geologisch jüngeren Gattungen.

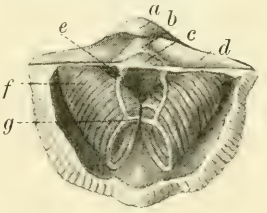


Fig. 210.
† *Spirifer arenosus Conrad* (*U. O.* † *Spiriferacea*).
Unterdevon (Oriskany - Sandstein), Maryland (aus Hall und Clarke 1892).
Dorsalseite, Dorsalklappe z. T. entfernt, Armgerüst etwas ergänzt $^2/_3$. *a* eingekrümmter Wirbel der Ventralklappe, *b Deltidium unitum*, *c* Wirbel der Dorsalklappe, *d Area* der Ventralklappe, *e* Schenkel (*Crus*) des Armgerüstes, *f* Spiralkegel, *g* Querbrücke.

Endlich findet man an der Innenseite der Schale und folglich auch auf deren Steinkernen (Fig. 15, S. 20) sehr häufig deutliche Abdrücke mancher Weichteile, so der in den Mantellappen vorhandenen Mantelsinusse (Blutbahnen) und Geschlechtsorgane, selten auch der Armspiralen, vor allem aber der wichtigsten Muskeln und eines oft von der Stielbasis hinten zur Mediane der Ventralklappe ziehenden Bandes (Fig. 206, S. 176 u. 208, S. 177). Fast stets sind zwei Paar Schließmuskeln (*M. adductores* = *occlusores*) vorhanden, die bei den schloßtragenden Formen ventral in der Mediane sich gemeinsam ansetzen, dorsal aber neben ihr einen vorderen und hinteren Eindruck hinterlassen, bei den schloßlosen Formen (Fig. 211 u. 217, S. 184)

jedoch etwas wechselnde Ansatzstellen besitzen. Bei ersteren setzen sich ihre zwei Paar Antagonisten (*M. divaricatores*) dorsal am Schloßfortsatze an, von wo ein starkes Paar nach unten vorn, ein schwaches direkt ventralwärts neben die Mediane der Ventralklappe läuft, so daß bei ihrer Zusammenziehung der Schloßfortsatz als Hebelarm wirkt, und die Klappen am Stirnrand etwas klaffen. Bei den schloßlosen Formen finden sich statt ihrer mehrere z. T. schräg zwischen den zwei Klappen verlaufende Muskeln von wechselnder Anordnung, die sie um ihre Dickenachse etwas drehen oder seitlich gegeneinander verschieben können, während das Öffnen der Schale hier vor allem durch seitliche Kontraktion des Tierkörpers besorgt wird. Außerdem ist dann bei den schloßtragenden Formen noch je ein Paar ventraler und dorsaler Stielmuskeln (*M. adjustores*) vorhanden, welche die Schale in andere Lage zum Stiel bringen können und teils am Schloßfortsatz, teils hinter den großen Öffnern der Ventralklappe sich ansetzen, und endlich hinterlassen bei den schloßlosen Formen kleine von den Armbasen zur Dorsalklappe gehende Muskeln an ihr Eindrücke (Fig. 217, S. 184).

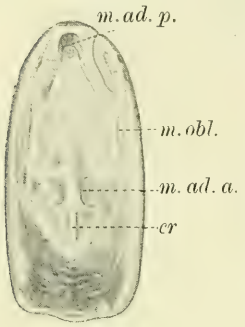


Fig. 211.
Lingula anatina Brug. (*U. O. Lingulacea*).
Rezent, Ceylon (aus Blochmann 1900).
Dorsalschale von innen $^2/_3$ nat. Gr. *cr* Medianleiste mit Ansatz der Seitenmuskeln (*m. lateralis*), Ansatzstellen *m. ad. a.* des einen vorderen, *m. ad. p.* des hinteren Schließmuskels (*m. adductores anterior* und *posterior*) und *m. obl.* der schrägen Muskeln (*m. obliqui*).

Dorsal- und Ventralklappe unterscheiden sich also in ihren Muskeleindrücken, außerdem ist aber die letztere in der Regel größer, meistens konvex mit stärkerem Schnabel und häufiger mit *Area* versehen und sehr oft durch Schloßzähne und das Stielloch ausgezeichnet. Die gewöhnlich kleinere, häufig nicht konvexe, sondern flache oder sogar konkave Dorsalschale dagegen ist sehr oft durch die Zahngruben, den Schloßfortsatz und dazu nicht selten noch durch das Armgerüst charakterisiert.

Unterscheiden sich die Brachiopoden schon durch den Besitz einer dorsalen und ventralen Klappe statt einer rechten und linken und durch den Mangel eines Schalenbandes von den äußerlich und in der Lebensweise ähnlichen Muscheln, so erlaubt die Zusammensetzung und Struktur ihrer Schalen sogar Bruchstücke leicht zu erkennen. Unter der wohl stets vorhandenen, fossil aber nicht erhaltungsfähigen hornigen *Cuticula*, die auch den Stiel überzieht, haben viele schloßlose Formen eine dünne firnißglänzende Hornschale aus Keratin, das oft reichlich mit phosphorsaurem Kalk imprägniert ist, wie bei *Discina*, oder mit solchen

Kalkschichten wechsellagert wie bei *Lingula* (Fig. 212 *A*). Seltener sind nur einfache Kalkspatschichten vorhanden, wie bei *Crania* (Fig. 212 *D*) oder bei der schloßtragenden *Thecidea*, sowie bei den meisten kambrischen Schloßträgern, während bei allen übrigen in Schale und Armgerüst der Kalkspat in sehr schräg zur Oberfläche aufsteigenden parallelen Prismen angeordnet ist. Ein Teil der letzteren Schalen ist dicht (= faserig, Fig. 212 *C*), ein anderer aber wie alle übrigen Schalen

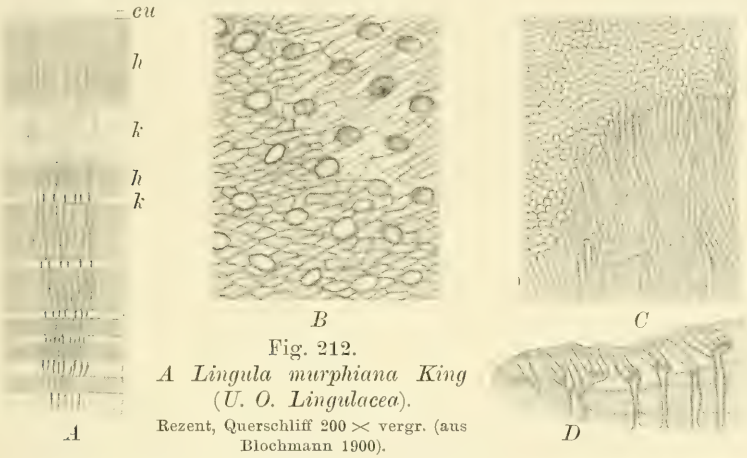


Fig. 212.

A Lingula murphiana King (*U. O. Lingulacea*).
Rezent, Querschliff 200 × vergr. (aus Blochmann 1900).

cu Cuticula, *h* Hornschichten, *k* Kalkschichten, mit feinen Poren.

B Magellanea flavescens Lam. (*U. O. Terebratulacea*).
Rezent (aus Carpenter 1851).
Schaleninnenseite 100 × vergr. Innere Prismen- und Porenenden, rechts im Bruch Prismen längs.

C Rhynchonella psittacea Chemnitz (*U. O. Rhynchonellacea*).
Rezent (aus Carpenter 1851).
Schaleninnenseite 40 × vergr. Innere Prismenenden, im Bruch Prismen längs.

D Crania anomala Müller (*U. O. Craniacea*).
Rezent (aus Blochmann 1892).
Hinterrand der Dorsalschale. Querschnitt 50 × vergr. Zwei dichte Kalkschichten mit außen verzweigten Poren.

von oft sehr feinen, selten außen verzweigten Poren senkrecht bis unter die *Cuticula* durchsetzt (perforiert = punktiert, Fig. 212 *B*), wohl um die Ernährung der Schale durch Mantelfortsätze zu erleichtern.

Alle Brachiopoden leben gesellig nur am Meeresboden, und zwar vor allem unter der Gezeitenzone, häufiger in wärmeren Meeren, bis etwa 300 m Tiefe. Wenige Arten sind fast allgemein, die meisten mehr oder weniger lokal, dagegen oft vertikal sehr verbreitet. Die Hornschaler leben jetzt allermeist in geringerer Tiefe als die in der abyssischen Tiefsee allerdings auch seltenen Kalkschaler, und *Lingula* bildet insofern eine Ausnahme, als sie im Sande der Gezeitenzone

mit Hilfe ihres sehr beweglichen Stieles, ähnlich wie die Scheidenmuscheln, sich einbohrt, während die anderen durch den Stiel oder durch Festwachsen der Ventralklappe oder wie die † *Productidae* durch ihre Stacheln auf Hartgebilden in sandigem Schlamm, an Felsen oder Korallenstöcken festgeheftet sind. Die Beweglichkeit selbst ihrer Arme, durch welche sie vor allem den Gasaustausch und den Erwerb ihrer mikroplanktonischen Nahrung besorgen, ist in der Regel auch nur eine sehr geringe, sie gleichen also in ihrer Lebensweise am meisten festsitzenden *Crinoidea* und Muscheln. Der biologische Zusammenhang mit derartig unbeweglichen Tieren zeigt sich darin, daß erstens ihre Larven, wenn auch bei den schloßtragenden Formen nur sehr kurze Zeit und in beschränktem Maße, planktonisch leben und so zur weiteren Verbreitung dienen können, daß sie zweitens von der Fazies sehr abhängig und drittens in der Form sehr variabel sind.

Es macht das die Begrenzung der Arten sehr schwierig. Sie geschieht bei rezenten schloßtragenden Formen vielfach nach der Ausbildung der in den Weichteilen vorhandenen Kalkspikulä und nach der Struktur der Schaleninnenseite sowie nach der Porenzahl und -weite, im übrigen und speziell bei den fossilen vor allem nach der äußeren Form und Verzierung. Genera werden hauptsächlich nach dem Umstand, ob die Schale hornig oder kalkig, faserig oder perforiert ist, ob eine *Area* oder Septen vorhanden sind und nach der Form des Armgerüstes unterschieden, während für größere Gruppen ebenfalls die letztere, bei schloßlosen auch die Verteilung der Muskeleindrücke wichtig ist. Die Hauptabteilungen endlich werden nach dem Vorhandensein oder Fehlen eines Armgerüstes, nach der Art des Stielaustrittes, vor allem aber nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Schloß und After bestimmt, wobei allerdings fraglich ist, ob dieses System den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen ganz entspricht. So ergeben sich die zwei Ordnungen der *Ecardines* und *Testicardines*.

1. Ordnung: Ecardines.

Die meistens kleinen, hornig kalkigen oder einfach kalkigen (Fig. 212*A*, *D*, S. 181), etwas konvexen bis niedrig konischen Schalen besitzen kein Schloß, dafür sind außer den Schließmuskeln schräge Muskeln vorhanden. Niemals aber finden sich an der Schale angesetzte Stielmuskeln und ein verkalktes Armgerüst. Die wenigen rezenten Vertreter, die infolge des längeren planktonischen Lebens ihrer Larven vor allem im warmen Seichtwasser weit verbreitet sind, haben alle einen After; fossile sind bis zum Unterkambrium nachgewiesen.

1. Unterordnung: **Lingulacea.**

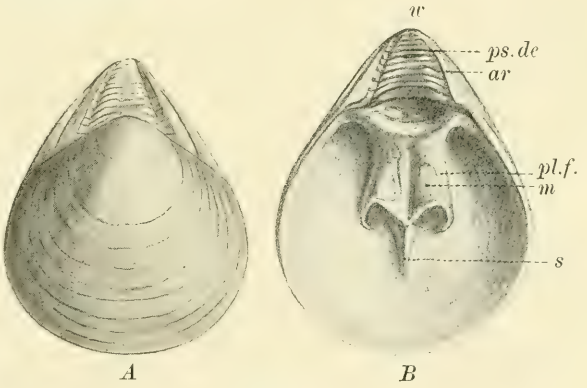
Die jetzt im Sande der Litteralzone sich eingrabenden *Lingulidae*, die bis in das Kambrium zurückgehen, sind hornig-kalkige, nur etwas konvexe Formen von längsovalem Umriß mit höchstens schwacher Radialskulptur, bei welch allen der Stiel zeitlebens zwischen den zwei Klappen heraustritt. Die spatelförmigen *Lingula*-Schalen selbst (Fig. 211, S. 180, u. 213) finden sich schon im Silur, und hier wie besonders im Kambrium gesellen sich dazu noch kleine Formen von mehr rundlichem Umriß, die teils hornig-kalkig, teils kalkig sind, meist eine *Area* besitzen, und dann deutlich ungleichklappig sind. Solche sind z. B. im Unterkambrium bis Untersilur die etwas dickschaligeren rundlichen † *Obolus* (Fig. 214), während die dicken kalkigen oft großen Schalen der silurischen † *Trimerellidae* (Fig. 215) durch erhöhte Ansatzstellen (Plattformen) für die Schließmuskeln ausgezeichnet sind.

A *B*

Fig. 213. *Lingula* † *Lewisii Sow.* (*U. O. Lingulacea*).
Obersilur (Ludlow-Stufe), Ludlow, England (aus Davidson 1866).
Schale $^1/_1$, *A* seitlich und *B* dorsal, ihre Klappen wenig verschieden.

A *B*

Fig. 214.
A † *Obolus Apollinis Eichw.* (*U. O. Lingulacea*).
Oberkambrium (Lingula-Stufe), Estland (aus Mickwitz 1896).
Ventralschale ergänzt, von außen und seitlich, $^1/_1$.
B † *Obolus* († *Schmidtia*) *crassus Mickwitz* (1896).
Ventralklappe von innen $^3/_1$. *a* Stielfurche, *b Area*, *c*, *d* Muskeleindrücke, *e* Eindrücke der Mantelgefäße.



A *B*

Fig. 215.
† *Trimerella Lindstroemi Dall.* (*U. O. Lingulacea*).
Obersilur, Gotland (aus Davidson und King 1874).
A Schale dorsal $^1/_2$, *B* Ventralklappe von innen $^1/_2$. *ar Area*, *m* Muskeleindrücke, *pl. f.* Plattform, *ps. de* Pseudodeltidium, *s* Medianseptum, *w* Wirbel.

2. Unterordnung: **Discinacea.**

Dieselbe große geologische Verbreitung wie die vorigen haben die mit dünnen, hornigen, rundlichen Schalen versehenen Verwandten der *Discinidae* (Fig. 216), die in wenig verschiedenen Gattungen von

der Gegenwart bis zum Mittelkambrium verbreitet sind, wo sich ihnen wie im Silur Formen anschließen, bei welchen meistens ein *Pseudodeltidium* das im Schalenwirbel befindliche Stielloch verengt, z. B. die † *Acrotretidae*. Bei allen tritt nämlich der Stiel durch einen Schlitz oder ein Loch hinter dem meist fast zentral gelegenen Wirbel der Ventralschale heraus.

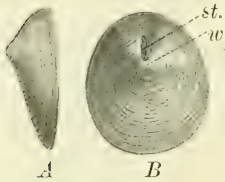


Fig. 216.
Discina († *Orbiculoidea*) † *Forbesii Davids.* (1866) (*U. O. Discinacea*).
Obersilur (Wenlock-Stufe), Malverns, England.
Konische Ventralklappe $^2/_3$. *A* seitlich, *B* von außen. *st. l.* schlitzförmiges Stielloch hinter dem fast zentralen Wirbel *w*.

3. Unterordnung: Craniacea.

Durch den Mangel eines Stieles sind dagegen die kleinen *Craniidae* ausgezeichnet, weil ihre dicken, kalkigen (Fig. 212 *D*, S. 181) mit subzentralem Wirbel versehenen Schalen meistens ventral festgewachsen sind (Fig. 29, S. 27, u. 217). Auch sie lassen sich in wenig verschiedenen Genera von der Gegenwart bis in das Silur zurückverfolgen, hatten aber ihre größte Entwicklung erst in der Kreidezeit.

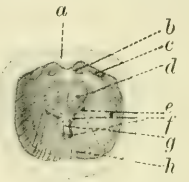


Fig. 217.
Crania († *Pseudocrania*) † *depressa Eichw.* (*U. O. Craniacea*).
Untersilur, Estland (aus v. Hüne 1899).
Dorsalklappe von innen $^1/_1$. *a* breiter Schalenrand, Ansatzstelle *b* des hinteren Schließmuskels, *c* des schrägen Muskels, *d* des vorderen Schließmuskels, *e*, *f* der Armmuskeln, *g* Medianseptum, *h* Radialleistchen.

2. Ordnung: Testicardines.

Die öfters sehr stattlichen afterlosen Tiere (Fig. 206, S. 176) haben kalkige, allermeist aus Prismen aufgebaute (Fig. 212 *B*, *C*, S. 181) und in der Regel mit einem Schloß versehene Schalen, dem entsprechend keine schrägen Muskeln, andererseits aber Stielmuskeln. Der Stiel tritt stets durch eine Öffnung unter oder am Wirbel der mehr oder weniger größeren Ventralschale hindurch, während die dorsale häufig ein Armgerüst trägt. Außer bikonvexen Schalen finden sich hier manche konkav-konvexe, selten auch konische. Ihre äußere Verzierung ist oft sehr entwickelt.

Die Larven der rezenten Formen haben anscheinend keine große Ausbreitungsfähigkeit, deshalb sind die jetzt meistens in mäßig tiefem Wasser lebenden Arten in der Regel nicht weit verbreitet. Die ältesten Vertreter der sehr individuen- und formenreichen Ordnung finden sich schon im Unterkambrium.

1. Unterordnung: Strophomenacea.

Die jetzt nur durch die kleinen, bis in die Trias zurückreichenden *Thecideidae* vertretene, bis ins Unterkambrium zu verfolgende Unter-

ordnung steht in dem Mangel eines Armgerüsts und der manchmal schwachen Ausbildung des Schlosses den *Ecardines* noch nahe, auch ist wie bei manchen altpaläozoischen *Discinacea* meistens ein *Pseudodeltidium* vorhanden. Bemerkenswert ist ferner, daß hier der Schloßrand meist gerade, die Ventralklappe in der Regel stark konvex und zuweilen aufgewachsen ist, und daß der Stiel öfters ganz rückgebildet wird, während die Dorsalklappe häufig flach bis konkav ist. Die sehr oft radial verzierten Schalen sind übrigens bald faserig, bald punktiert, bei den *Thecideidae* und den kambrischen † *Billingsellidae* aber ohne Prismenstruktur. Die *Thecideidae* zeichnen sich außerdem durch das Vorhandensein radialer Septen, die z. T. als Widerlager der mit dem Mantel verwachsenen Arme dienen, und durch reichliche Kalkabscheidung im Mantel selbst aus. Die anderen Familien sind bis auf ganz wenige und kleine im Lias Westeuropas vorkommende † *Strophomenidae* auf das Paläozoikum beschränkt. Die genannte hauptsächlich silurische Familiengruppe umfaßt Formen mit wohlentwickelter *Area*, deren Stielloch außer bei den schon im Unterkambrium auftretenden Verwandten von † *Orthis* (Fig. 15, S. 20, u. 207, S. 177) durch ein *Pseudodeltidium* geschlossen wird, und deren Schale bald faserig, bald porös ist. Auffällig ist der oft recht geringe Innenraum der häufig konkav-konvexen Schalen (Fig. 218).

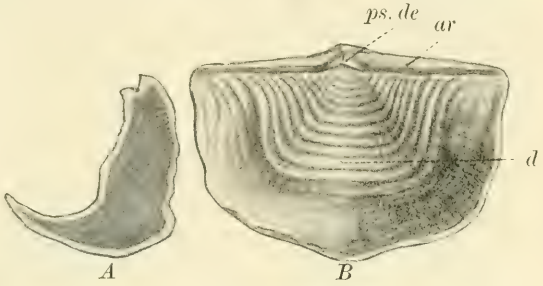


Fig. 218. † *Leptaena rhomboidalis Wilckens* (*U. O. Strophomenacea*).
Obersilur (Wenlock-Stufe) Dudley, England (aus Davidson 1866). *A* Längsschnitt $^1/_1$, zeigt den geringen Innenraum der konkav-konvexen Schale. *B* Schale dorsal $^1/_1$, *d* konkave Dorsalschale, *ar Area* der Ventralschale, *ps. de* Pseudodeltidium.

Fig. 219. † *Productus costatus Sow.* (*U. O. Strophomenacea*).
Unterkarbon, Schottland (aus Davidson 1857).
A Schale dorsal, konkav-konvex mit abgebrochenen Stacheln, $^2/_3$. *B* konvexe Ventralklappe mit hohlen Stacheln $^2/_3$. *C* konkave Dorsalklappe von innen $^2/_3$. *a* Schloßfortsatz, Eindruck *b* des hinteren, *c* des vorderen Schließmuskels, *d* Armleisten (sog. nierenförmige Eindrücke), *e* Medianseptum.

Hauptsächlich im jüngeren Paläozoikum, aber auch schon im Silur sind die † *Productidae* entwickelt, die sich durch die verschieden starke Ausbildung hohler Stacheln auf den nur selten angewachsenen Schalen und durch das Fehlen eines Stieles auszeichnen. Auch besitzt ihre flache oder konkave Dorsalklappe außer einem starken Schloßfortsatz im Innern paarige hakenförmige Leisten, die wohl als eine Art Armstütze dienten (Fig. 219). Die Schloßzähne selbst aber

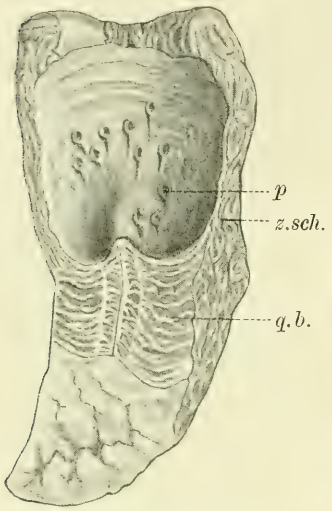


Fig. 220. † *Richthofenia lawrenciana Kon.* (*U. O. Strophomenacea*).
Perm, Salt Range, Indien (aus Waagen 1887).
Konische Ventralklappe $^1/_1$. Verkehrt gestellter Querschnitt parallel dem Schloßrand, *p* Poren zu den hohlen Stacheln, *q.b.* Querböden, darunter Struktur zerstört, *z.sch.* zellige Wandschicht.

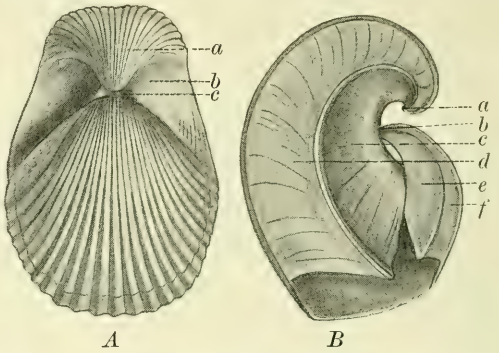


Fig. 221. † *Pentamerus* († *Conchidium*) *Knightii Sow.* (*U. O.* † *Pentameracea*).
Obersilur (Ludlow-Stufe), England (aus Davidson 1866).
A Schale dorsal $^1/_2$. *a* großer eingekrümmter Wirbel der Ventralklappe, *b Area*, *c* Stielloch. *B* linke Hälfte der Wirbelpartie. *a*, *b* Wirbel der Ventral- und Dorsalklappe, *c* sehr starke Zahnstütze mit dem Medianseptum *d* verbunden, *e* Zahnstütze der Dorsalklappe mit deren Medianseptum *f* verbunden.

sind bei den jüngeren, für das Karbon und Perm sehr charakteristischen Formen, zu welchen die größten aller Brachiopoden gehören, rückgebildet.

An diese Familien schließen sich nun im Perm Asiens und Südeuropas mehrere kleine Familien der eigentümlichst differenzierten Brachiopoden an, deren Dorsalklappe noch mehr als bei ihnen nur wie ein Deckel auf der viel stärkeren, sekundär verdickten Ventralklappe erscheint und deren Schloß und Stiel ganz rückgebildet sind. Bei den † *Lyttoniidae* sind im Innern der Ventralklappe fiederförmig zum Medianseptum gestellte Seitensepten vorhanden, und die Dorsalklappe ist über ihnen mit tiefen Randschlitzen versehen. Die † *Richthofeniidae* aber haben eine mit hohlen Stacheln versehene, festgewachsene Ventralklappe (Fig. 220), die hoch kegelförmig und sekun-

där durch eine zellige Kalkschicht verdickt ist, und dadurch sowie durch Ausbildung von Querböden an die Kelche mancher † *Tetracorallen* (s. Fig. 25, S. 25, u. S. 94) erinnert, also ein bemerkenswertes Beispiel von Konvergenz gibt.

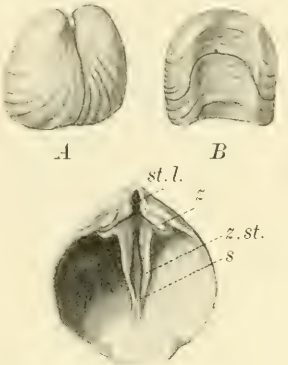


Fig. 222.

† *Porambonites aequirostris Schloth.* (*U. O.* † *Pentameracea*). Untersilur, Rußland (aus Hall und Clarke 1892).

A Schale seitlich zeigt die eingekrümmten Wirbel $^1/_1$. *B* von vorn, zeigt die Anwachsstreifen und den Wulst und die Bucht (*Sinus*) am Stirnrand $^1/_1$. *C* † *Porambonites Schmidtii Nötl.* (1885). Untersilur, Estland. Ventralklappe von innen $^2/_3$. *s* Medianseptum, *st. l.* Stielloch, *a. b.* Aufbiegung des Stirnrandes infolge der Bucht der Klappe, *z* Schloßzahn, *z. st.* starke Zahnstütze.

2. Unterordnung: † **Pentameracea.**

Die nur vom Perm bis zurück zum Unterkambrium verbreiteten, oft stattlichen Formen zeichnen sich in der Regel durch den Besitz schwacher *Crura*, eines *Pseudodeltidium* in der sehr kleinen *Area* und sehr starker Zahnstützen in den Schalen aus, die wie fast alle folgenden bikonvex sind (Fig. 221 u. 222) und einen kurzen und meist gebogenen Schloßrand haben.

3. Unterordnung: **Rhynchonellacea.**

Von der Gegenwart bis zum Untersilur verbreitet, und besonders im Mesozoikum entwickelt, unterscheidet sich die auch wenig umfangreiche Unterordnung von der vorigen fast nur durch geringere Ausbildung der Zahnstützen, stärkere der *Crura* und vor allem durch die Entwicklung von Deltidialplatten in dem dreieckigen, unter dem spitzen Schnabel gelegenen Stielloch. Radialskulptur und Biegungen des Stirnrandes finden sich an den meist faserigen Schalen sehr häufig. *Rhynchonella* (Fig. 209, S. 179, u. 212*C*, S. 181) selbst, in eine Anzahl Subgenera zerfallend, läßt sich bis in das Silur zurückverfolgen.

Fig. 223. † *Amphicyclina* (*U. O.* † *Spiriferacea*). Obere Trias, Niederösterreich (aus Bittner 1890).

Konkave Dorsalklappe von vorn, schematisch, stark vergr. Die z. T. mit Stacheln besetzten doppelten Spiralbänder des Armgerüstes sind von außen nach innen eingerollt und ihre Enden nach unten etwas nach außen gerichtet.

4. Unterordnung: † **Spiriferacea.**

Ebenfalls durch *Deltidia*, die aber öfters zu einem *Deltidium unitum* (*Pseudodeltidium p. p.*) verschmelzen, vor allem aber durch ein spirales Armgerüst ausgezeichnet, sind zahlreiche Formen vom Lias bis ins Untersilur, vor allem im Altpaläozoikum vertreten. Ihre allermeist

dichte, häufig radial verzierte Schale hat sehr oft einen geraden und nicht selten langen Schloßrand und eine manchmal sehr hohe *Area*. Die Spitzen der Armspiralkegel sind selten ventral gerichtet wie bei den kleinen, hauptsächlich triassisch-alpinen † *Koninckinidae* (Fig. 223)

A *B* *C*

Fig. 224. † *Atrypa reticularis L.* (*U. O.* † *Spiriferacea*).
Mittel- und Oberdevon, New York (aus Hall und Clarke 1892).
A Schale dorsal $^1/_1$, *B* Ventralschale mit dem von außen nach innen spiral gewundenen Armgerüst der Dorsalschale, dessen Spitzen nach innen oben gerichtet sind, $^2/_3$, *C* Schale seitlich $^1/_1$, zeigt den Mangel einer *Area*.

oder gegen die Mitte der Dorsalschale, wie bei den altpaläozoischen † *Atrypidae* (Fig. 224), sondern bei den besonders im Paläozoikum formenreichen † *Spiriferidae* und † *Athyridae* mit stets bikonvexer Schale seitlich gewendet (Fig. 210, S. 179, u. 229, S. 191).

5. Unterordnung: Terebratulacea.

Jetzt noch am reichsten unter den Brachiopoden, vor allem aber im Mesozoikum entwickelt, geht die durch ein schleifenförmiges Armgerüst und *Deltidia* charakterisierte, sehr formenreiche Unterordnung bis in das Devon zurück (Fig. 206, S. 176, u. 208, S. 177). Die allermeist punktierten (Fig. 212 *B*, S. 181), oft unverzierten Schalen haben häufig einen gefalteten Stirnrand und einen meist gebogenen Schloßrand mit schwacher Entwicklung der *Area* (Fig. 225). Bei manchen Formen des oberen Jura kann am Stirnrand durch Zurückbleiben des Wachstums in der Mediane ein so tiefer Einschnitt sich bilden, daß die Schale förmlich zweigeteilt erscheint, sekundär kann der Einschnitt aber wieder bis auf ein zentrales Loch sich schließen (Fig. 226).

Fig. 225. *Terebratula* † *biplicata d'Orb.* (*U. O. Terebratulacea*).
Obere Kreide (Cenoman), le Mans, Frankreich (Münchner Sammlung).
Schale dorsal $^1/_1$. *d Deltidium*, *st. l.* Stielloch im Wirbel, die Dorsalschale zeigt Anwachslinien und am Stirnrand zwei Falten.

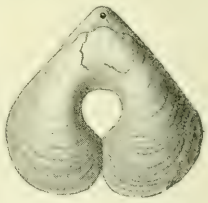


Fig. 226. † *Pygope diphya Col.* (*U. O. Terebratulacea*).
Oberer Jura, Tithon, Rogoznik, Galizien (aus Zittel 1870).
Schale dorsal $^1/_1$.

Die Ausbildung der Mediansepten und vor allem die sehr wechselnde Gestalt des Armgerüsts läßt mehrere Familien unterscheiden. Eine einfache kleine Schleife hat z. B. die devonische † *Centronella* (Fig. 227), bei dem ebenfalls devonischen stattlichen † *Stringocephalus* (Fig. 228)

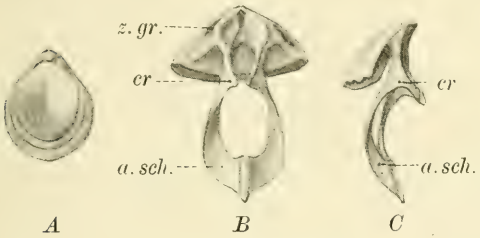


Fig. 227. † *Centronella glansfagea Billings* (*U. O. Terebratulacea*).

Mitteldevon, New York (aus Hall und Clarke 1895).

A Schale dorsal ohne *Area*, glatt mit Anwachsstreifen, $^1/_1$. *B, C* Wirbel der Dorsalklappe mit sehr einfachem, kleinem Armgerüst, vergr. von innen und seitlich. *a. sch.* Schleife und *cr Crura* des Armgerüstes, *z. gr.* Zahngrube.

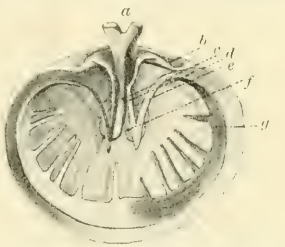


Fig. 228. † *Stringocephalus Burtini Defr.* (*U. O. Terebratulacea*).

Mitteldevon, Eifel (aus Davidson-Deslongchamps 1856).

Dorsalklappe von innen $^2/_3$. *a* sehr starker am Ende gegabelter Schloßfortsatz, *b* Zahngrube, *c* Medianseptum, *d* Schenkel des Armgerüstes, *e, f* Eindruck des hinteren und vorderen Schließmuskels, *g* Schleife des Armgerüstes dem Schalenrand parallel mit zentralwärts gerichteten Stacheln.

folgt sie ähnlich wie bei den von der Gegenwart bis zum Jura verbreiteten *Megathyrinae* dem Schalenrand, während sie bei der großen Zahl der bis ins Devon zurückgehenden *Terebratulidae* auch einen gegen den Wirbel zu aufsteigenden Ast besitzt (Fig. 206, S. 176, 208, S. 177, u. 225, 226).

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Brachiopoden.

In der Gegenwart wie im Tertiär bilden die Brachiopoden trotz lokaler Häufigkeit kein bedeutendes Element der Meeresbewohner, während sie in früheren Zeiten zu den verbreitetsten Meerestieren gehörten, welche besonders vom Perm bis zum Silur die Rolle spielten, die jetzt den Muscheln zukommt. Sie erfüllen mit ihren Schalen oft ganze Schichten, sind auch schon im Kambrium häufig, und zählen so für den Paläontologen zu den wichtigsten Organismen. Dazu kommt, daß ihre Schalen auch in Gesteinen wohl erhalten sind, in welchen andere Tiere nur in Steinkernen und Abdrücken vorkommen.

Im Mesozoikum sind es allerdings nur die *Terebratulidae* und *Rhynchonellidae*, neben welchen fast nur einige † *Spiriferacea* in der Trias hervortreten, vom Perm bis Silur aber sind beinahe alle noch lebenden Familien z. T. formenreicher als später vertreten und dazu noch eine Reihe ausgestorbener, teilweise sehr verschieden differenzierter.

Herrschend sind hier *Strophomenacea*, † *Spiriferacea* und † *Pentameracea*, also *Testicardines* mit meistens geradem und längerem Schloßrande. Aber im Untersilur gesellen sich zu ihnen schon zahlreiche *Ecardines*, welche, abgesehen von der Blüte der *Craniidae* in den kälteren Meeren der Kreidezeit, später nur eine recht bescheidene Rolle spielen, und im Kambrium treten die ältesten *Strophomenacea* und wenigen † *Pentameracea* ganz zurück gegen sie.

Die weltweite Verbreitung, die gute Erhaltungsfähigkeit der Horn- und Kalkschalen und die Häufigkeit macht die Brachiopoden zu sehr wichtigen Leitfossilien im Meso- und Paläozoikum, wenn auch die lange Lebensdauer vieler Genera, die Variabilität der äußeren Form und die so schwierige Untersuchung des Schaleninnern erschwerend einwirken. Doch sind gewisse Gruppen auf kürzere Zeiträume beschränkt und für sie charakteristisch, so manche *Ecardines*, die † *Porambonitidae*, † *Atrypidae* und † *Stringocephalidae* auf Abschnitte des älteren Paläozoikums, und † *Productus* auf Karbon und Perm. Die aberranten Gruppen der † *Strophomenacea* scheinen nur in gewissen Meeren der Permzeit verbreitet gewesen zu sein, wobei erwähnenswert ist, daß das mitteleuropäische Perm (Zechstein) wie das dortige Triasmeer sehr arm an Formen, wenn auch z. T. reich an Individuen war, während das Permokarbon Süd- und Vorderasiens wie die alpine Trias eine viel größere Entfaltung der Brachiopoden zeigen. Sonst allerdings sind die Brachiopoden tiergeographisch noch wenig behandelt und anscheinend auch nur ausnahmsweise gut verwertbar, da eben die genaue Artbestimmung der fossilen Formen so schwierig ist.

Alle Unterordnungen gehen bis in das Altpaläozoikum zurück, die Mehrzahl ist von der Gegenwart an bis dorthin vertreten, nicht nur Familien lassen sich ganze Ären hindurch verfolgen, sondern auch manche Genera wie *Lingula*, *Discina*, *Rhynchonella* und *Magellanea* erweisen sich direkt oder in wenig abweichenden Subgenera als ebenso langlebig. In schroffem Gegensatz zu dieser Konstanz steht die starke Variabilität der Arten und die große Mannigfaltigkeit der Formen. Beides hängt wohl mit der Lebensweise zusammen, denn von den ältesten Zeiten an waren die Brachiopoden festgeheftete oder doch fast unbewegliche, von Mikroplankton lebende Bewohner des Meeresbodens, die durch zwei von Muskeln bewegte Klappen geschützt waren.

Sie bilden seit dem Kambrium eine sehr einheitliche Klasse, deren Herausbildung also präkambrisch sein muß, besonders weil ja auch ihre wichtigsten Abteilungen schon im ältesten Paläozoikum differenziert sind. Fällt ja doch der Höhepunkt ihrer Entwicklung in das Silur und die Trennung fast aller Familien in das Paläozoikum.

Besonders hervorzuheben ist, daß bei ihnen ähnlich wie bei den Seeigeln die größten Individuen und die aberrantesten Formen sich erst nach dem Höhepunkt, im Karbon und Perm finden, und daß diese hier einer sonst nicht hochstehenden Unterordnung, den *Strophomenacea*, angehören, die nach dem Auftreten dieser Formen nur noch sehr schwach und in unscheinbaren Vertretern entwickelt ist.

Obgleich demnach die wirklichen Vorfahren der meisten Unterordnungen, weil präkambrisch, uns unbekannt sind, geben uns doch die paläozoischen Brachiopoden im Vergleich mit den späteren und unter Benutzung der Resultate der Ontogenie der Hartteile, die bei vielen rezenten und fossilen Formen studiert ist, mannigfache deutliche Hinweise auf deren Zusammenhang.

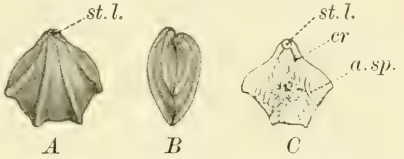


Fig. 229. † *Spirigera trigonella Schloth.* (*U. O.* † *Spiriferacea*).
Mittlere Trias (Muschelkalk), Südostalpen (aus Bittner 1890).
A Schale dorsal $^1/_1$, *st. l.* Stielloch. *B* Schale seitlich, Naht trotz der scharfen Rippen gerade. *C* Schliff durch die Nahtebene, *st. l.* Stielloch, *cr* Schenkel (*Crus*) des Armgerüstes, *a. sp.* Spiralteile des von innen nach außen spiral gewundenen Armgerüstes.

Geht man von kambrischen Formen aus, die den hornigen Embryonalschalen aller Brachiopoden ähnlich sind, nämlich gewissen *Lingulacea*, so finden wir bei den ältesten *Ecardines* alle Übergänge von hornigen zu rein kalkigen Schalen und bei manchen kalkigen *Lingulacea* auch schwache Schloßfortsätze, wodurch die Grenze gegen primitive *Strophomenacea* sehr verwischt wird. Sie wiederum zeigen in manchen Übergängen einerseits die Ausbildung hohler Stacheln und die Konvergenzen zu deckeltragenden Einzelkorallen, anderseits vermitteln sie über die † *Pentameracea*, die allerdings z. T. durch die Ausbildung hoher Septen und Zahnstützen spezialisiert sind, zu den *Rhynchonellacea*, wobei das *Pseudodeltidium* schwindet und *Crura* entstehen. Der weitere Zusammenhang ist dann darin angezeigt, daß *Rhynchonellacea* ähnliche, aber unverkalkte Armspiralen haben wie die † *Atrypidae*, und daß einerseits paläozoische primitive *Terebratulacea* nur durch eine kleine an den *Crura* befestigte Querschleife von ihnen sich unterscheiden, andererseits der Anfangsteil des Spiralgerüstes mancher † *Atrypidae* die Schleifenform solcher *Terebratulacea* besitzt. Nur zu den † *Spiriferacea*, die seitlich gerichtete Spiralkegel haben (Fig. 210, S. 179, u. 229), sind noch keine Übergänge gefunden, wobei noch zu erwähnen ist, daß viele *Strophomenacea* ähnlich aufgerollte Arme hatten wie die † *Koninckinidae*.

Endlich dürften sich die *Discinacea* auch von präkambrischen *Lingulacea* ableiten lassen, worauf kambrische Formen hindeuten, bei

welchen die ventrale Stielfurche viel stärker entwickelt und tiefer ist, so daß Übergänge zu einem Stielschlitz vorhanden sind. Was die *Craniacea* anlangt, so liegt wohl eine sekundäre Reduktion des Stieles vor, wie sie sich ja bei manchen *Strophomenacea* verfolgen läßt.

Diagnosen der Molluscoidea.

1. Klasse: ***Bryozoa.*** Kleine, meist stockbildende, äußerlich Polypen ähnliche Tiere mit kreis- oder hufeisenförmigem Tentakelkranz. Gehäuse hornig, manchmal verkalkt.

1. Unterklasse: *Entoprocta.* Leibeshöhle rudimentär, After innerhalb des Tentakelkranzes. Nur rezent.

2. Unterklasse: *Ectoprocta.* Leibeshöhle wohl entwickelt, After außerhalb des Tentakelkranzes. Stets stockbildend. Fast alle marin, fossil bis Untersilur.

   1. Ordnung: *Phylactolaemata.* Tentakelträger hufeisenförmig. Nur Süßwasser, rezent.

   2. Ordnung: *Gymnolaemata.* Tentakelträger scheibenförmig. Gehäuse ei- bis röhrenförmig, meistens verkalkt. Oft Polymorphismus. Allermeist marin, fossil formenreich und häufig bis Untersilur.

3. Unterklasse: *Phoronidea.* Wurmförmig mit hufeisenförmigem Tentakelkranz, Leibeshöhle wohl entwickelt. Marin, stockbildend, nur rezent.

2. Klasse: ***Brachiopoda.*** Zweiseitig symmetrisch, von einer dorsalen und ventralen, kalkigen oder hornig-kalkigen Schalenklappe umschlossen. In der Regel durch einen Stiel festgeheftet. Atmen mit fleischigen spiralen, oft durch ein Kalkgerüst gestützten Mundarmen. Marine Bodenbewohner.

   1. Ordnung: *Ecardines.* Klein, mit After. Schalen meistens hornig-kalkig, stets ohne Schloß und Armgerüst. Rezent bis Unterkambrium.

   2. Ordnung: *Testicardines.* Klein bis mehrere dm groß, ohne After. Schalen kalkig, mit Schloß, meistens mit Armgerüst. Rezent formenreich bis Unterkambrium.

Literatur.

Bryozoa Gymnolaemata.

Canu: Révision des Bryozoaires du Crétacé figurés par d'Orbigny, II. Cheilostomata. Bull. Soc. géol. France, Ser. 3, Bd. 28, Paris 1900.

Cunnings: Development of some paleozoic Bryozoa. Amer. Journ. Sci. Ser. 4, Bd. 17, New Haven 1904.

Gregory: Catalogue of the fossil Bryozoa in the British Museum, I. The jurassic Bryozoa. II. The cretaceous Bryozoa. London 1896 und 1899.

Nickles and Bassler: A synopsis of american fossil Bryozoa, including bibliography and synonymy. Bull. U. St. geol. Surv., Nr. 173, Washington 1900.

Pergens: Révision des Bryozoaires du Crétacé figurés par d'Orbigny, I. Cyclostomata. Bull. Soc. Belge de Géol., Bd. 3, Bruxelles 1889.

Ulrich and Bassler: A revision of the paleozoic Bryozoa, Part I Ctenostomata. Smiths. miscell. Coll., Bd. 45, Washington 1904.

Literatur zu Brachiopoda.

Allgemeines:

Beecher: Development of the Brachiopoda, I. u. II. Amer. Journ. Sci. Bd. 41 u. 44, New Haven 1892.

Blochmann, F.: Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90, Leipzig 1908.

Davidson: A monograph of the British fossil Brachiopoda. Bd. 5 General summary. Palaeontographical Soc., London 1882—1884.

Schuchert, Ch.: A synopsis of American fossil Brachiopoda including bibliography and synonymy. Bull. U. St. geol. Surv., Nr. 87, Washington 1897.

Walcott, Ch. D.: Classification and terminology of the Cambrian Brachiopoda. Smiths. miscell. Collect., Bd. 53, Nr. 1811, Washington 1908.

Einzelne Gruppen:

Böse, E.: Monographie des Genus Rhynchonellina Gemm. Palaeontogr., Bd. 41, Stuttgart 1894.

Cunnings, E. R.: The morphogenesis of Platystrophia. Amer. Journ. Sci., Ser. 4, Bd. 15, New Haven 1903.

Huene, Fr. v.: Die silurischen Craniaden der Ostseeländer mit Ausschluß Gotlands, und Supplement dazu. Verh. k. russ. miner. Ges., Ser. 2, Bd. 36 u. 38, Petersburg 1899 u. 1900.

Mickwitz, A.: Über die Brachiopodengattung Obolus Eichw. Mém. Acad. Imp., Ser. 8, Bd. 4, St. Petersburg 1896.

Nötling, Fr.: Untersuchungen über die Familie der Lyttoniidae Waag. emend. Nötl. Paläontogr., Bd. 51, Stuttgart 1904.

Scupin, H.: Die Spiriferen Deutschlands. Paläont. Abh., Bd. 8, Jena 1900.

Wysogorsky, J.: Zur Entwicklung der Orthiden im baltischen Silur. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 52, Berlin 1900.

Faunen.

Mesozoikum:

Bittner, A.: Brachiopoden der alpinen Trias, und Nachtrag I. Abh. k. k. geol. Reichsanst., Bd. 14 u. 17, Wien 1890 u. 1892.

Deslongchamps: Brachiopodes. Palaeont. franç., Terrain jurassique, Bd. 6, Paris 1863—1885.

Rau, K.: Die Brachiopoden des mittleren Lias Schwabens mit Ausschluß der Spiriferinen. Geol. u. pal. Abh., N. F., Bd. 6, Jena 1905.

Paläozoikum:

Hall and Clarke, J.: An introduction to the study of the genera of paleozoic Brachiopoda, I. u. II. Geol. Surv. St. New York, Palaeont. Albany N. Y. 1892 u. 1894.

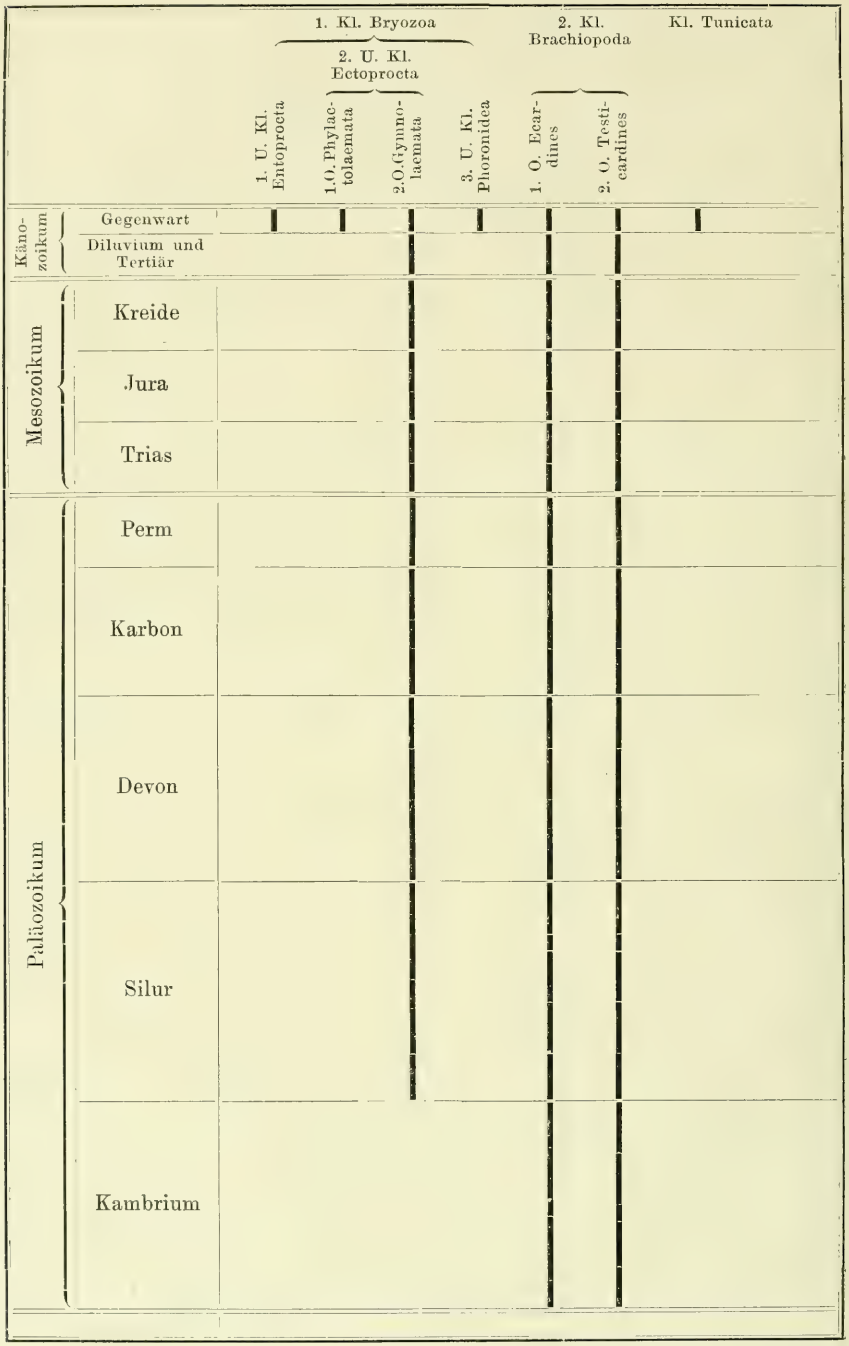
Schellwien, E.: Die Fauna der Trogkofelschichten etc., I. Brachiopoda. Abh. k. k. geol. Reichs-Anst., Bd. 16, Wien 1900.

Tschernyschew, Th.: Die oberkarbonischen Brachiopoden des Ural und Timan. Mém. Com. géol., Bd. 16, St. Petersburg 1902.

Waagen: Salt range fossils, Productus limestone fossils. Palaeont. Indica, Ser. 13, Bd. 1, Calcutta 1887.

Walcott, Ch. D.: Cambrian Brachiopoda I—V. Proc. U. St. nation. Mus. Bd. 19, 21, 23, 25 u. 28, Washington 1897, 1898, 1901, 1902 u. 1905.

Winchell and Schuchert: The lower silurian Brachiopoda of Minnesota. Geol. and nat. hist. Surv. Minnesota, Bd. 3, Pt. 1, Minneapolis 1893.


1. Kl. Bryozoa
2. U. Kl. Ectoprocta
2. Kl. Brachiopoda
Kl. Tunicata
1. U. Kl. Entoprocta
1.O. Phylactolaemata
2.O. Gymnolaemata
3. U. Kl. Phoronidea
1. O. Ecardines
2. O. Testicardines
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium

VI. Stamm: Mollusca.

Die ungegliederten, meist zweiseitig symmetrischen Weichtiere sind durch eine rückgebildete Leibeshöhle, geschlechtliche Fortpflanzung und den Besitz eines dorsal gelegenen Herzens, eines wohlentwickelten Darms und eines ventralen muskulösen Bewegungsorgans, des Fußes oder Trichters ausgezeichnet, die meisten auch durch ein aus drei Gangliengruppen bestehendes Zentralnervensystem und einen Kopf mit Sinnesorganen und chitinösen Reibplatten *(Radula)*. Sie werden ganz oder teilweise durch eine am Rücken entspringende paarige oder unpaare Mantelfalte umhüllt, wodurch eine Mantelhöhle entsteht, die hauptsächlich der Kiemenatmung dient. Zum Schutz der in der Regel wenig beweglichen Tiere scheidet Mantelrand und Außenfläche ein Cuticularskelett aus, das aus Konchin und kohlensaurem Kalk aufgebaut ist (Fig. 17, S. 22) und allermeist nur aus ein oder zwei Stücken besteht, eine Schale, die manchmal auch als hydrostatisches Organ dient *(Cephalopoda)*, öfters aber vom Mantel umhüllt und dann rudimentär wird. Überhaupt können bei manchen Gruppen der Kopf, die Kiemen oder der Fuß, auch die Schale und sogar der Mantel bis zum völligen Schwund reduziert sein. Ontogenetisch werden die betreffenden Organe aber sehr häufig noch angelegt, ein Hinweis darauf, daß der Paläozoologe unter Umständen besser beschalte Verwandte der betreffenden Weichtiere finden kann.

Der Verbreitung der *Mollusca*, die meist den Meeresboden aller Zonen und Tiefen, z. T. aber auch das freie Meer, Süßwasser oder Land bewohnen, dienen sehr häufig schwimmende Larven, die bei den beweglicheren, gewöhnlich nektonischen *Cephalopoda* und bei Süßwasser und Land bewohnenden Schnecken und Muscheln fehlen. Der Einfluß der Lebensweise macht sich übrigens auch insofern geltend, als die den Boden bewegten Wassers bevölkernden Formen kräftigere Schalen haben als die planktonischen, nektonischen oder Stillwasserbewohner; schwimmende, aber auch bohrende Weichtiere und viele Landschnecken dagegen besitzen nicht nur sehr dünne, sondern besonders oft rudimentäre Schalen, und die größten und die am reichsten verzierten finden sich im wärmeren Wasser, vor allem des Meeres. Einen Rückschluß auf den Bau der Weichteile gestattet

die meist ganz äußerliche Schale zwar nur in beschränktem Maße, doch dient ihre Ausbildung und die damit eng verknüpfte des Mantels, auch die des Kopfes und Fußes und der Kiemen hauptsächlich zur Unterscheidung der 5 Klassen *Amphineura, Scaphopoda, Lamellibranchiata* (Muscheln), *Gastropoda* (Schnecken) und *Cephalopoda*, sowie auch bei der Einteilung der Untergruppen. Das System der Gattungen und Arten ist sogar meist und hauptsächlich auf Details ihrer Form und Skulptur basiert, und nicht selten äußern sich auch Geschlechtsunterschiede in ihrer Größe. Es ist das deshalb von besonderer Bedeutung, weil die Schalen der letzten drei Klassen bis in das Silur zurück die häufigsten und für die Geologen wichtigsten Fossilien sind, wenn man auch meistens bloß ihre Steinkerne oder Abdrücke findet.

1. Klasse: Amphineura.

Da die Ordnung der wurmförmigen, nur mit Kalkstacheln bewehrten *Solenogastres* fossil völlig unbekannt ist, kommt hier nur die **Ordnung *Polyplacophora*** der getrennt geschlechtlichen Käferschnecken in Betracht. Ihr zweiseitig symmetrischer, meist niederer Körper, der mit einem kleinen Kopfe, zahlreichen beiderseitigen Kiemenbüscheln, einem strangförmigen Nervensystem und breitem Kriechfuß versehen ist, wird völlig vom Mantel überdacht. Er scheidet außer einem chitinösen Saume und randlichen Kalk- oder Chitin-Stacheln oder Schüppchen stets eine Längsreihe von acht dachziegelartig sich deckenden Kalkplatten aus, so daß die Tiere im Gegensatz zu allen andern Weichtieren einen beweglichen segmentären Rückenpanzer besitzen (Fig. 230.) Die dachförmigen Platten haben, abgesehen von der vordersten, die wie die hinterste in einem konvexen Rand endet, alle am Vorderrand zwei von der vorhergehenden Platte überlagerte Apophysen. Außerdem aber sind bei den meisten Genera an sämtlichen Platten jederseits seitliche Fortsätze, die Insertionsplatten, vorhanden, die zur Befestigung im Randsaum dienen, und deren Ausbildung zur Einteilung in Unterordnungen und Familien sich verwerten läßt. Alle diese Teile werden von einer kompliziert gebauten Kalkschicht, dem *Articulamentum* gebildet, das abgesehen von den Fortsätzen durch eine chitinöse, nur

Fig. 230.
† *Helminthochiton priscus Münst.* (*U. O. Eoplacophora*). Unterkarbon (Kohlenkalk), Tournai, Belgien (aus de Koninck 1883). Im Zusammenhang gefundene Rückenplatten, etwas gegen einander verschoben, $^1/_1$.

z. T. verkalkte und deshalb fossil unbekannte Deckschicht, das *Tegmentum*, überkleidet wird. Ontogenetisch legen sich übrigens zuerst nur die sieben vorderen Platten an, was von Interesse ist, weil auch bei einer *Solenogastren*-Larve sieben Platten gefunden wurden.

Die ausschließlich marinbenthonischen Käferschnecken leben jetzt fast alle in der Küstenzone, hauptsächlich der wärmeren Meere, und sind nicht sehr formenreich. Ihre Einteilung beruht in erster Linie auf der Beschaffenheit des Hautskeletts, im Detail auf Verzierungen des *Tegmentum*. Fossil wurden fast nur isolierte Kalkplatten bisher vor allem in Europa bis in das Untersilur zurück gefunden, und zwar sind sie nur im Jungtertiär und auch im Unterkarbon (Kohlenkalk) häufiger, wo *Amphineuren* von mehr als 1 dm Länge vorkommen. Von den rezenten Formen, die fast alle unter 1 dm lang sind, haben die höchststehenden kammförmige *(Teleoplacophora)*, andere nur am Rand geschlitzte Insertionsplatten *(Mesoplacophora)*, wie sie sich auch schon bei jüngeren mesozoischen Formen finden. An die niedersten rezenten, die kosmopolitisch und auch in der Tiefsee verbreitet sind, und ganz einfache glatte oder keine Insertionsplatten haben, schließen sich am besten die auf das Paläozoikum beschränkten Genera an, welchen die Insertionsplatten stets fehlen. *(Eoplacophora*, Fig. 230.)

Wie bei der nächsten Klasse herrscht der größte Formenreichtum im Känozoikum, die Grundform der Schale aber ist seit den ältesten Zeiten konstant, anscheinend auch die Zahl der Platten, und nur in der Ausbildung der Insertionsplatten läßt sich eine Entwicklung nachweisen.

Fig. 231. *Dentalium* † *sulcatum Lam.* (*Kl. Scaphopoda*). Alttertiär (Mitteleocän), Pariser Becken (aus Deshayes 1866). Schale seitlich $^2/_1$. *v* Bauchseite.

2. Klasse: Scaphopoda.

Der gestreckte Körper der stets kiemenlosen *Scaphopoden* ist von einem röhrenförmig geschlossenen Mantel umhüllt, aus dessen unterer Öffnung Kopf und Grabfuß herausgestreckt werden können, während nahe der engeren oberen Öffnung ein Muskel den Körper an der auch röhrenförmigen Kalkschale befestigt. Sie ist im Querschnitt zwar rund, ein am Oberende sehr häufig vorhandener ventraler Schlitz sowie eine Biegung nach der Bauchseite hin zeigen jedoch eine zweiseitige Symmetrie an (Fig. 231). Von äußerlich sehr ähnlichen *Anneliden*-Röhren unterscheidet sie sich durch einen auch von dem anderer Mollusken abweichenden Aufbau in drei Schichten. Ihr größter Durchmesser liegt

bei sehr kleinen Formen nahe am Vorderende, bei größeren an ihm, wo auch das Wachstum erfolgt, während der spitze Anfang abgeworfen werden kann.

Die getrennt geschlechtlichen, 2 mm bis über 1 dm langen Tiere leben vor allem im tieferen bis abyssischen Meere, aber auch im Seichtwasser, hauptsächlich im wärmeren, und wühlen sich in Sand- oder Schlammboden mit dem Kopfende voran ein. Sie spielen keine große Rolle, obwohl sie jetzt und im Jungtertiär am formenreichsten und häufigsten sind, während sie im Mesozoikum und Paläozoikum immer seltener werden.

Ihre nicht sehr zahlreichen Gattungen werden nach der Gesamtform der Schale, nach der Gestalt ihres Oberrandes und auch ihrer Skulptur, die übrigens nach dem Lebensalter wechseln kann, unterschieden. Sie sind äußerst langlebig, denn manche gehen bis in das Untersilur zurück, und nur eine alttertiäre Gattung erscheint ausgestorben. Die Arten dagegen sind weder räumlich noch zeitlich weit verbreitet und schon im Eocän findet man keine rezenten mehr. Mit Skulptur versehene Formen spielen nur jetzt und im Jungtertiär eine größere Rolle, die ältesten aber sind glatt. Sind auch die größten Schalen fast ausschließlich känozoisch, so kennt man doch schon aus dem Unterkarbon ebensolange Formen. Die *Scaphopoda* sind also eine sehr alte konstante Gruppe, deren älteste bekannte Vertreter wie die der vorigen Klasse keine Annäherung an andere Weichtiere verraten.

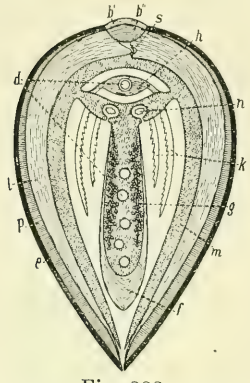


Fig. 232.
Schematischer Querschnitt durch eine Muschel.
e Epidermis, *p* Prismenschicht, *l* lamellöse Porzellanschicht, *b'* äußere, der Epidermis homologe, *b''* innere, der Kalkschale homologe Ligamentschicht, *m* Mantel, *s* Schloß mit eintretendem Mantelfortsatz, *k* Kiemen, *h* Herz, *d* Darm, *n* Niere, *g* Geschlechtsorgane, *f* Fuß.

3. Klasse: Lamellibranchiata.

Als von Mikroplankton lebende und wenig bewegliche Bewohner des Bodens der Gewässer sind die Muscheln durch den Mangel von Kauorganen und eines Kopfes und den Besitz paariger, allermeist blattförmiger Kiemen (daher *Lamellibranchiata* genannt) und schützender paariger Kalkschalen (daher *Bivalvia*) ausgezeichnet (Fig. 232). Obwohl die natürliche Stellung bei verschiedenen Formen sehr wechselt, indem sie bald die Dorsalseite nach oben gekehrt haben, z. B. die Teichmuscheln *(Unio)*, bald mit der rechten oder linken Seite dem Boden aufliegen, z. B. Austern *(Ostreidae)*, wobei die zweiseitige Symmetrie der Tiere deutlich gestört

sein kann, sind ihre Schalenklappen, wie bei den *Ostracoda*, im Gegensatz zu denjenigen der *Brachiopoda* als rechte und linke zu bezeichnen.

Sie werden vom Mantel ausgeschieden, der dorsal in der Mittellinie entspringt und den Körper des Tieres sowie die beiderseitigen Kiemen mit zwei Lappen umhüllt, deren freie Ränder sehr oft miteinander verwachsen. Dabei bleibt aber mindestens vorn unten eine Lücke für den meist beilförmigen Fuß (danach der Name *Pelecypoda*) und hinten zwei, die das Einströmen des Nahrung und Sauerstoff zuführenden und das Ausströmen des verbrauchten Wassers, sowie der Exkremente des dem Munde opponiert gelegenen Afters ermöglichen. Sie sind bei den meisten sich eingrabenden oder bohrenden Muscheln als Atem- und Aftersipho röhrenförmig nach hinten verlängert. Auch die Schale klafft manchmal in geschlossenem Zustand diesen Öffnungen entsprechend vorn und besonders hinten, da die Siphonen speziell bei bohrenden Formen sehr groß und nicht rückziehbar, und dann von einer verkalkenden Hülle geschützt sein können (Fig. 233); in diesem Falle kann die eigentliche Schale sogar sehr reduziert und durch eine sekundär gebildete Kalkschale ersetzt sein.

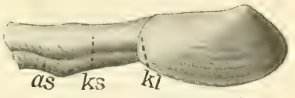


Fig. 233. Klaffende Schale von *Panopaea* † *Astieriana d'Orb.* (*U.O. Desmodonta*) mit verkalkten Siphonen (aus Brauns 1876). Senon, Quedlinburg. Junges Tier $^3/_4$. *kl* klaffende Hinterseite, *as* Atemsipho, *ks* Kloakensipho.

Der schwellbare Fuß ist übrigens bei festsitzenden Formen wie den Austern auch manchmal rückgebildet und enthält oft eine Byssusdrüse, deren hornfaseriges Sekret zum Festheften dient. Für dessen Austritt befindet sich dann öfters vorn oben an der einen Klappe ein Ausschnitt (Fig. 256, S. 212), der bei einigen wenigen Formen, z. B. den *Anomiidae*, zu einem Loch in ihr umgestaltet ist. Die längliche bis rundliche Schale schwankt meist zwischen 1—8 cm Durchmesser, doch kommen solche von mehr als 1 m bei † *Rudisten* und der rezenten *Tridacna*, Bewohnern warmen Seichtwassers, vor.

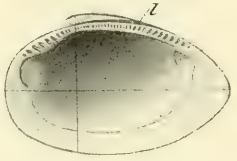


Fig. 234. † *Palaeoneilo armoricana Oehlert* (1888). Unterdevon, Westfrankreich. Inneres der rechten Klappe $^3/_1$. Typus eines taxodonten Homomyariers. Mit eingezeichneter Längen- und Höhenachse. *l* Bandleiste.

Die Klappen sind fast nie ganz symmetrisch, meistens beide gewölbt, aber öfters ist eine flach, die andere stärker gewölbt, bei † *Rudisten* sogar kegelförmig bis prismatisch (Fig. 24, S. 25). Eine bei vielen Muscheln etwa mit der Oroanalachse zusammenfallende Horizontallinie bezeichnet ihre Länge, eine senkrecht dazu gelegte die Höhe und eine vertikal zu diesen an der Stelle größter Wölbung gestellte

Gerade die Dicke (Fig. 234). Der dem dorsalen Mantelrand entsprechende gerade oder gebogene Klappenrand, der sogenannte Schloßrand, wird dabei nach oben und horizontal gestellt, an ihm liegt dann fast stets (bei †*Rudistae* nicht) der Wirbel, die Stelle der ersten Kalkabscheidung und zugleich der stärksten Wölbung. Die Ausdrücke Vorder-, Hinter- und Unterrand ergeben sich dabei von selbst. Der Wirbel ist übrigens fast stets dem Vorderrand genähert (bei *Nucula* u. a. nicht) und meistens nach vorn gedreht (*prosogyr*, Fig. 242, S. 205), selten nach hinten (*opisthogyr*, Fig. 246, S. 207), oder nach außen oben (*spirogyr*, Fig. 243, S. 205). Konzentrisch um ihn folgen sich dann die Anwachslinien, die oft an der äußeren Oberfläche der Klappen deutlich hervortreten, bei vielen Formen aber durch konzentrische oder radiale Skulptur (Streifen, Rippen, Höcker oder Stacheln) mehr oder weniger verdeckt werden. Bei gleichklappigen Muscheln liegt vor dem Wirbel oft ein kantig begrenztes Feld (*Lunula*), und hinter ihm auch häufig ein längeres, manchmal großes (*Area*), die beide in ihrer Skulptur oder in deren Mangel, im Gegensatz zur sonstigen Oberfläche stehen (Fig. 236 *B*). Endlich ist der Schloßrand öfters vorn und hinten durch ohrenartige Fortsätze der Klappen verlängert.

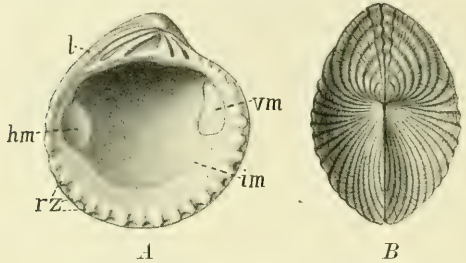


Fig. 235. *Cardita* † *Dunkeri Phil.*

Alttertiär (Unteroligocän), Lattorf, Anhalt (aus Koenen 1889).

Typus eines homomyaren Heterodonten, mit einfacher (integripalliater) Mantellinie. *A* linke Klappe von innen $^1/_1$. *l* Ligamentnymphe (= Bandfurche), *rz* von den Rippen gebildete Randkerbung, *im* integripalliate Mantellinie, *hm*, *vm* hinterer und vorderer Muskeleindruck. *B* geschlossene Schale von oben $^1/_1$. Die Oberfläche mit Rippen bedeckt, die am Vorderrand ineinandergreifen.

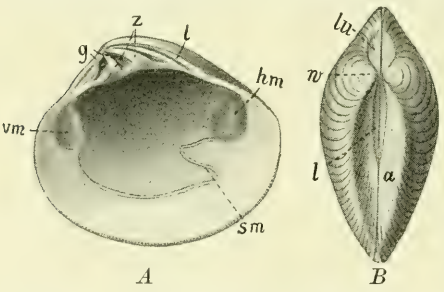


Fig. 236. *Venus Haidingeri Hoernes* (1870).

Jungtertiär (Miocän) des Wiener Beckens.

Typus eines homomyaren Heterodonten mit eingebuchteter (sinupalliater) Mantellinie. *A* Innenseite der rechten Klappe $^3/_4$. *z* Zähne, *g* Zahngruben, *l* Ligamentnymphe, *vm*, *hm* vorderer und hinterer Muskeleindruck, *sm* Mantelbucht. *B* Schale von oben $^1/_1$, mit konzentrischer Berippung. *lu Lunula*, *w* Wirbel, *l* Bandnymphen, *a Area*.

Auf der stets unverzierten Innenseite der Klappen verläuft etwa dem Vorder-, Unter- und Hinterrand parallel (integripalliat) die Mantellinie, welche die Stelle innigerer Vereinigung von Mantel und Schale durch Ansatz feiner Muskeln darstellt (Fig. 235). Wo größere

Siphonen vorhanden sind, wird sie hinten durch eine Einbuchtung verlängert (sinupalliat), um deren Rückziehmuskeln Platz zu gewähren (Fig. 239). Vorn und hinten endet sie an den Eindrücken der zwei queren Schließmuskeln der Schale, wenn diese gleichgroß sind (*Homomyaria*, Fig. 235, 236), oder der vordere nur etwas schwächer ist (*Anisomyaria*, Fig. 237), wobei der vordere über dem Mund, der hintere unter dem After liegt. Wird aber der vordere ganz rückgebildet (*Monomyaria*), so rückt der hintere zentralwärts (Fig. 238) und die Mantellinie endet frei am Schloßrand. An den Schließmuskeleindrücken liegen übrigens öfters noch solche der kleinen Rückziehmuskeln des Fußes.

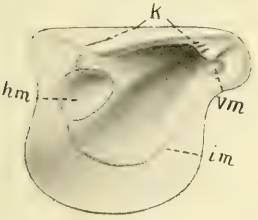


Fig. 237.
†*Pterinea fasciculata Goldf.*
Oberes Unterdevon bei Ems (aus Frech 1891).
Innenseite der linken Klappe $^3/_4$. Typus einer anisomyaren Muschel mit plagiodontem Schloß. *hm* hinterer großer, *vm* vorderer, im Schwinden begriffener Muskel, darunter der Byssusausschnitt, *k* Kerbzähnchen des Schloßrandes, *im* integripalliate Mantellinie.

Fig. 238.
Ostrea † semiplana Sow.
Untersenon von Braunschweig (aus G. Müller 1898).
Typus eines Monomyariers. Innenseite $^2/_3$. Der hintere Muskel *hm* allein vorhanden und in die Mitte gerückt, *l* Ligamentgrube, *r* Runzeln.

Um ein unverrückbares Zusammenhalten der geschlossenen Klappen zu erzielen, sind meistens auf einer inneren Verbreiterung des Schloßrandes, der Schloßplatte (Fig. 242 *B*, S. 205), zapfen- oder leistenförmige Zähne, die in Gruben der Gegenklappe eingreifen, auf beiden Klappen alternierend ausgebildet.

Bei manchen größtenteils paläozoischen Formen sind allerdings Schloßzähne und Gruben nur angedeutet (kryptodont), bei vielen jüngeren, wohl durch Rückbildung verloren gegangen (dysodont, Fig. 238), oder auch es sind statt Zähnen innere bandtragende, oft löffelförmige Vorsprünge entwickelt (desmodont), oder nur einige schiefe Kerben (plagiodont, Fig. 237).

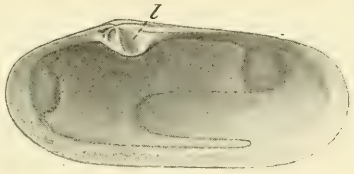


Fig. 239.
Lutraria † oblonga Chemn.
Miocän, Wiener Becken (aus Hoernes 1870).
Typus eines sinupalliaten Homomyariers. Rechte Klappe von innen $^3/_4$. *l* Ligamentgrube im Innern unter dem Wirbel.

Bei einem wohl entwickelten Schloß scheint die ursprünglichste Anordnung die taxodonte (Fig. 234, S. 199) zu sein, bei der zahlreiche, senkrecht zum Rand stehende Zähne und Gruben entwickelt sind. Ein

solches Schloß wird bei sehr vielen rezenten Formen embryonal angelegt, dann aber meistens um- oder rückgebildet. Die seitlichen Zähne können sich dabei auch parallel zum Rand stellen (Fig. 241, S. 204), wodurch eine Verschiebung der Klappenränder in der Längs- und Höhenrichtung verhindert ist. Noch vollkommener ist das bei der jetzt herrschenden Schloßart, der heterodonten, der Fall, wo wenige Zähne in divergierende Kardinalzähne, die unter den Wirbeln liegen, und ein bis zwei vordere und hintere Seitenzähne, die dem Rand ziemlich parallel liegen, differenziert sind (Fig. 235, 236, S. 200). Sowohl hier wie bei den schloßlosen kann man übrigens noch einige sekundäre Modifikationen unterscheiden, auch kann sich das Band (Ligament) in recht wechselnder Weise mit den verschiedenen Schloßarten kombinieren.

Am Schloßrand befindet sich nämlich stets ein die beiden Klappen verbindendes Band (Fig. 232, S. 198), das aus einer äußeren etwas härteren, aber biegsamen und einer inneren elastischen Schicht besteht und die Aufgabe hat, durch seine Elastizität die ventralen Schalenränder automatisch zum Klaffen zu bringen, sobald der Zug der Schließmuskeln nachläßt, sowie auch eine Verschiebung der Oberränder der Klappen im geöffneten Zustande zu verhindern. Es liegt oft außen vor und hinter dem Wirbel (Fig. 241, S. 204) oder häufiger nur hinter ihm (Fig. 236, S. 200), oft halb innerlich, oft aber auch ganz innen (Fig. 239, S. 201) und dann stets direkt unter dem Wirbel.

Das sehr selten rückgebildete wichtige Band ist zwar fossil nur ausnahmsweise erhalten (Fig. 251, S. 209), seine Lage und sehr verschiedene Ausdehnung jedoch an den Ansatzstellen, den Bandgruben, -furchen oder -leisten, erkennbar. Sie nehmen bei äußerlicher Lage manchmal eine besondere Fläche (Bandarea) ein und setzen sich bei spirogyren Wirbeln (Fig. 243, S. 205) als Furche bis zu deren Spitze fort.

Fig. 240. *Condylocardia crassicosta Bernard* (1896). Rezent, Neuseeland. Mit aufsitzendem Prodissoconch *p*. ca. $^{12}/_{1}$.

Was die Entstehung der Schale anlangt, so scheidet die Larve ein einheitliches Schalenhäutchen aus, dessen dorsaler Mediankiel zum Band wird, während die beiderseits einsetzende Verkalkung zur Bildung dünner, ovaler oder dreieckiger Embryonalklappen (Prodissoconch) führt. Diese haben einen geraden, glatten oder feingekerbten Schloßrand, sitzen dem Wirbel der bleibenden Schale auf (Fig. 240) und werden später häufig abgeworfen. Letztere besteht meistens aus drei Schichten (Fig. 17, S. 22). Außen befindet sich eine speziell bei Süßwasserbewohnern starke Epidermis *(Cuticula, Periostracum)*, die rein organisch *(Konchin)* und deshalb fossil nicht erhalten ist. Die darunter folgende Prismenschicht ist aus ?Kalkspatprismen von sehr verschiedener

Dicke aufgebaut, welche außer bei den † *Rudistae* senkrecht zur Oberfläche stehen. Die innerste Lage endlich besteht aus der Innenfläche parallelen ?Aragonitlamellen, die bald eine dichte Porzellan-, bald eine irisierende Perlmutterschicht zusammensetzen, welche leichter zerstört wird als die ?Kalkspatschicht. Die innere Schicht allein wird von der ganzen Manteloberfläche ausgeschieden, wird also bei dem Größenwachstum der Schale dicker, während die ersten zwei Schichten nur vom Mantelrand gebildet und daher dort am stärksten werden. Das Schloß endlich verkalkt von einer feinen Mantelfalte aus (Fig. 232, S. 198). Manchmal fehlt übrigens bald die Prismen-, bald die Perlmutterschicht, auch gehen die Schichten etwas ineinander über, wie auch die Prismenschicht in Gestalt des inneren, die Konchinschicht in der des äußeren Teiles des Bandes sich fortsetzt (Fig. 232, S. 198).

Während die nicht zahlreichen und nie großen Tiefseebewohner zarte Schalen haben, finden sich im Seichtwasser, speziell in den Tropen, oft sehr große und dicke. Dort lebt auch die Hauptmenge der jetzigen mehreren Tausend Muschelarten, nur etwa $^1/_5$ in Brack- und Süßwasser. Die meisten Familien sind kosmopolitisch verbreitet, obwohl die Tiere nur selten durch Auf- und Zuklappen der Schale etwas schwimmen oder mit Hilfe des Fußes springen können. Meist dient er ihnen zum Fortschieben und besonders zum Eingraben in den Boden, ja sogar in festes Gestein oder in Holz. Viele sind durch den Byssus angeheftet oder direkt mit der rechten und linken Klappe angewachsen und bilden oft ganze Muschelbänke, z. B. die Austern und † *Rudistae*; wie überhaupt die meisten Muscheln gesellig leben. Für die Verbreitung der großenteils an bestimmte Fazies gebundenen Bodenbewohner sorgen eben die planktonischen Larven, welche nur fast allen Süßwasserformen fehlen.

Da sich die Mantelränder, wie das Band, bei nächst Verwandten oft stark verschieden verhalten, bei ganz fernstehenden Gruppen aber gleichartig differenziert sein können, was übrigens in beschränkterem Maße auch vom Schloß gilt, erscheint es am besten, jene bei der Systematik nur für kleine Gruppen und Genera anzuwenden, im großen jedoch die Muscheln nach dem Verhalten der Schließmuskeln in *Homomyaria* und *Anisomyaria* zu teilen und bei ihnen wieder Unterabteilungen nach dem Schloß zu unterscheiden, wobei vielleicht die noch zu wenig untersuchten Strukturunterschiede der Schale mit verwertet werden könnten. Denn die von den Zoologen jetzt bevorzugte Einteilung nach der Kiemenausbildung ist für Paläontologen nicht verwendbar und erscheint z. T. zu einseitig. Für Genera sind außer obigen Merkmalen Einzelheiten im Schloßbau, die Gesamtform der Schale und

die Gestalt der Muskeleindrücke, oft auch die Skulptur wichtig, für Arten endlich Einzelheiten der Form und Skulptur.

1. Ordnung: Homomyaria.

Bei den sehr zahlreichen Formen mit zwei gleichstarken Schließmuskeln sind die Kiemen primitiv bis hoch differenziert und die Schlösser höchst mannigfach gebaut. Nach ihnen ergibt sich eine nur vorläufige Einteilung der bis in das Untersilur zurückreichenden Ordnung in vier Unterordnungen.

1. Unterordnung: Taxodonta.

Die gleichklappigen Muscheln bewohnen heute nur noch in wenigen Vertretern alle Meere, besonders die wärmeren, und haben in ihrem taxodonten Schloß wie in ihren Kiemen altertümliche Merkmale bewahrt. Ihr Band liegt oft äußerlich, oft auch in einer Grube innerlich. Neben den primitiveren *Nuculacea* (Fig. 234, S. 199), meist kleinen rundlichen bis länglichen Muscheln, die in seltenen Fällen auch Siphonen besitzen und die bis in das Untersilur verbreitet sind, begegnet uns im Silur auch schon die Familiengruppe der *Arcacea*, in welcher das Band auf einer dreieckigen Bandarea zwischen Wirbel und Schloßrand liegt, und die Zähne dem letzteren oft mehr parallel laufen (Fig. 241). Diese Area ist bei den känozoischen Formen im allgemeinen höher als bei den mesozoischen, sonst herrscht aber auch hier große Konstanz lange Zeiten hindurch.

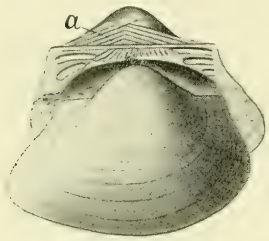


Fig. 241. *Arca † texta Römer* (*U. O. Taxodonta*).
Oberster Jura, Boulogne (aus Loriol et Pellat 1874).
Rechte Klappe $^3/_4$, mit teils quer, teils parallel zum Schloßrand stehenden Zahnleisten, darüber die winkelig geriefte Band-Area *a*.

2. Unterordnung: Heterodonta.

Bei den Muscheln, welche ein in wenige Kardinal- und Seitenzähne differenziertes Schloß haben, liegt das Band fast stets äußerlich, meist hinter dem Wirbel, und es finden sich fast nur typische Blattkiemen. Um die zahlreichen Familien der jetzt im Meer- und Süßwasser herrschenden, aber schon im Silur dürftig vertretenen, sehr gestaltenreichen Unterordnung einigermaßen zu ordnen, unterscheidet man integri- und sinupalliate, obwohl eine Bucht der Mantellinie auch in Familien der ersteren Gruppe öfters vorkommt.

Zu den ältesten ***Integripalliata*** gehören die *Lucinidae*, die durch einen gestreckten vorderen Muskeleindruck ausgezeichnet und meist rundlich und flach sind, im Tertiär und Mesozoikum aber auch stärker

gewölbte Angehörige haben und schon im Silur nachgewiesen sind. Auch die meist schräg vierseitigen *Astartidae* (Fig. 235, S. 200) gehen bis in das Unterdevon zurück. Dagegen lassen sich nahe Verwandte der jetzt nur die Nordmeere bewohnenden *Cyprina*, die *Cyprinidae*, mit typisch heterodontem Schloß nur bis in den Jura verfolgen, ihnen gehen im Paläozoikum etwas stärker verschiedene Formen voraus, die sich mehr den †*Megalodontidae* anreihen. Diese dickschaligen glatten Muscheln (Fig. 242) haben eine kurze breite, meist nur mit zwei Zähnen besetzte Schloßplatte, und ihr hinterer größerer Muskeleindruck liegt auf einer Schwiele. Sie zeigen ein merkwürdig intermittierendes Auftreten, indem sie nur im Jura und vor allem in der alpinen Trias und im Ober- und Mitteldevon vorkommen.

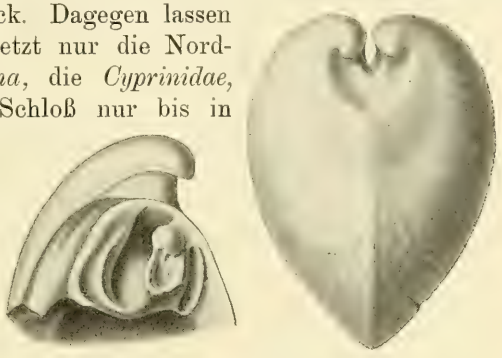


Fig. 242.

A †*Megalodus spec. ind.* (*U. O. Heterodonta*).
Oberste Trias von Südtirol (aus Hoernes 1880). Vorderseite $^1/_2$.
B † *Megalodus cucullatus Goldf.*
Devon, Bensberg, Eifel (ebenda). Schloßplatte $^3/_4$.

In ihren ebenfalls kräftigen, aber nach vorn gekrümmten Wirbeln erinnern einige Formen der alpinen Trias (†*Physocardia*) sehr an die erst im Jura beginnenden *Isocardiidae*, welche ihrerseits wieder mit älteren Verwandten der dickschaligen, ungleichklappigen, weil festgewachsenen *Chama* in Beziehung stehen. Diese fast ganz auf die Kreide und den oberen Jura beschränkten Seichtwasser- und Riffbewohner, die †*Diceraten* und †*Requienien*, lassen sich mit den †*Caprinidae* und †*Rudistae* als Gruppe der *Pachyodonta* zusammenfassen. Die †*Diceraten* (Fig. 243), charakteristisch für die Riffe des oberen Jura, unterscheiden sich von *Chama* vor allem durch viel stärkere Wirbeldrehung und kräftigere Zähne, während bei den unter-

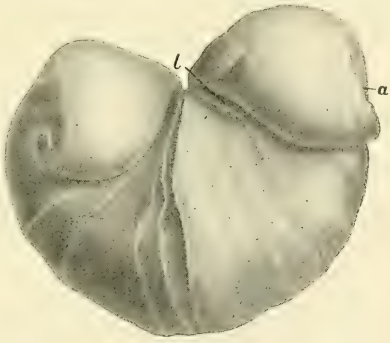


Fig. 243. † *Diceras sinistrum Desh.* (*U. O. Heterodonta*).
Oberer Malm, St. Mihiel, Westfrankreich (aus Bayle 1873).
Vorderseite mit spirogyren Wirbeln $^2/_3$. Die größere, linke Klappe ist am Wirbel bei *a* festgewachsen. *l* Ligamentrinne, bis zum Wirbelende verlaufend.

kretazischen †*Requienien* die Ungleichklappigkeit und Wirbeldrehung so groß geworden ist, daß ihre rechte obere Klappe nur als Deckel der aufgewachsenen erscheint, und daß sie äußerlich gedeckelten Schnecken ähnlich sehen. Immerhin konnte der Weichkörper hier ziemlich wie bei *Chama* gebaut sein, bei den kretazischen †*Caprinidae* jedoch besaß der Mantel wohl eine eigentümliche Organisation, weil zwischen zwei gewöhnlichen Kalkschichten der dicken Schale hier noch eine mit Kanälen und Blasen durchsetzte eingeschaltet ist (Fig. 244). Die aufgewachsene rechte Klappe ist vielfach konisch, was seinen Höhepunkt bei den eigentlichen †*Rudistae* (Fig. 24, S. 25, u. 245) der oberen Kreide erreicht, von welchen manche bis zu 1 m hoch und in Kolonien orgelpfeifenartig aneinander gedrängt vorkommen, so daß sie an gewisse Riffkorallen erinnern. Von den zwei Schichten der grobklotzigen Schale ist die sehr dicke äußere aus parallel (statt wie sonst senkrecht) zur Oberfläche gelagerten großen Prismen aufgebaut, was sich wohl daraus erklärt, daß bei dem starken Wachstum der Schalen eine beschleunigte Kalkabsonderung notwendig war. Wie so oft bei röhrenförmigen Schalen, finden sich in der festgehefteten Klappe auch Querböden, welche die unteren, älteren Teile gegen den sehr kleinen Wohnraum des Tieres abgrenzen. Die ebenso zweischichtige Gegenklappe ist ein Deckel, dessen Zapfen teils in Alveolen der Unterklappe eingreifen, teils den Muskeln zum Ansatz dienen, während ein Band öfters überflüssig ist, weil der Deckel offenbar gehoben, nicht aufgeklappt wurde.

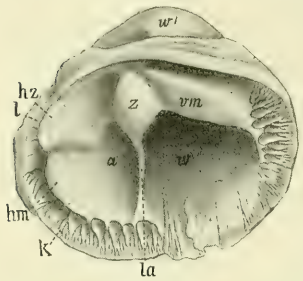


Fig. 244.

†*Plagioptychus Aguilloni d'Orb.* (*U. O. Heterodonta*).

Obere Kreide, Südfrankreich (aus Douvillé 1888). Linke Klappe, Innenseite $^1/_2$.

w Wirbel, *hm*, *vm* hinterer und vorderer Muskeleindruck, *hz* hinterer Zahn, *z* Hauptzahn, *l* Ligamentrinne, *a* Hohlraum, abgeteilt durch die Lamelle *la* von dem Wohnraum *w* des Tieres, *k* zellige mittlere Schalenschicht.

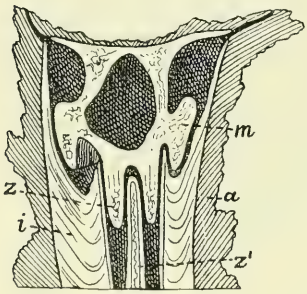


Fig. 245.

Längsschnitt durch den Schloßteil eines † *Radiolites*, um das Eingreifen der Zähne in ihre Alveolen zu zeigen (aus S. P. Woodward 1855).

z Zahn des Deckels, *z'* Zahn der Unterschale, *m* Vorsprung zur Anheftung des Muskels, *i* innere, *a* äußere Schalenschicht.

Einer ganz anderen Gruppe gehören die *Trigoniidae* an, die jetzt im Seichtwasser des indisch-australischen Archipels, im Tertiär nur in Australien in wenig Arten sich finden, im Mesozoikum aber universell reich entwickelt und schon im Devon

vorhanden waren. Sie sind durch eine Teilung des Kardinalzahnes der linken Klappe charakterisiert, meistens dreieckig mit weit vorgerücktem Wirbel und dahinter befindlichem äußerem Bande und in Kreide und Jura in der Regel wundervoll skulpturiert (Fig. 246).

Von der jetzt im Süßwasser in sehr großer Artenzahl herrschenden Familiengruppe der *Najadacea* haben die typischen Teichmuscheln, die *Unionidae*, welche sicher, wenn auch selten, schon im Mesozoikum bis in die Trias vertreten sind, ein ähnliches Schloß wie die *Trigoniidae*. Die zahlreichen Formen aber, deren reduziertes Schloß taxodonten ähnlich (manche *Iridina*-Arten) oder dysodont (*Anodonta*) ist, sind fossil nicht oder nur bis zur obersten Kreide nachgewiesen. Äußerlich Teichmuscheln ähnliche, aber in ihrer Stellung unsichere Formen, d. h. längliche, unverzierte, mit vorgelagertem Wirbel und schwachem bis fehlendem, oft variablem Schlosse finden sich öfters, so in Süß- und Brackwasserablagerungen von der Trias bis zum Devon die †*Anthracosiidae* (Fig. 23, S. 25) und in marinen Strandbildungen des unteren Jura und der Trias besonders in Europa die dickschaligen †*Cardiniidae*.

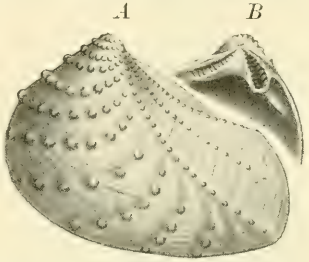


Fig. 246. *Trigonia* † *clavellata Quenst.* (1858) (*U. O. Heterodonta*). Oberer Dogger, Württemberg. *A* linke Klappe von außen $^3/_4$, mit etwas nach rückwärts gerichteter Wirbelspitze und Arealfeld. *B* Schloß derselben Art $^3/_4$, schizodonter Typus mit gerieften Zahngruben.

Weitere erwähnenswerte Familien sind die *Cardiidae* (Fig. 26, S. 25) und *Cyrenidae*, die bis in die Trias, beziehungsweise den unteren Jura, zurückgehen, hauptsächlich aber känozoisch sind. Erstere, die radial gerippten Herzmuscheln, sind allermeist marin, die unverzierten *Cyrenidae* aber, die öfters eine schwache Mantelbucht zeigen, Brack- und Süßwasserbewohner.

Unter den ***Sinupalliata***, die alle im Meere leben, sind die wichtigsten die den integripalliaten *Cyprinidae* ähnlichen *Veneridae* (Fig. 236, S. 200), die sich von ihnen im Jura auch noch nicht trennen lassen. Andere ebenfalls nur bis in den Jura oder in die Kreide zurückgehende Familien wie die *Tellinidae*, *Solenidae* und *Mactridae* (Fig. 239, S. 201) haben nur sehr wenige und oft recht schwache Schloßzähne, und ihre Schalen sind häufig unskulptiert sowie verlängert, und klaffen.

3. Unterordnung: Desmodonta.

Viel Ähnlichkeit mit den letzterwähnten Formen haben teilweise die hier zusammengefaßten, fast nur marinen Muscheln. Ihre Schalen sind häufig längsoval mit weit vorgerücktem Wirbel, dünn und schloßlos,

oder nur mit sehr wenigen zahnartigen Vorsprüngen oder löffelartigen Bandträgern versehen infolge Aufenthaltes in Schlamm und in Bohrlöchern. Von *Integripalliata* lebt nur noch *Solenomya*, deren Weichteile so primitiv wie die der *Nuculidae* (S. 204) sind, im Seichtwasser des Mittelmeeres; vom Karbon bis zum Untersilur

Fig. 247. *Pholadomya* † *Murchisoni Sow.* (*U. O. Desmodonta*).
Dogger, Norddeutschland.
Von oben, mit klaffendem Hinterende $^2/_3$.

A

B

Fig. 248. † *Xylophyma laramiensis Whitfield* (1902) (*U. O. Desmodonta*).
Oberste Kreide, Wyoming, N. Amerika.
Die Muscheln *A* ($^1/_2$) bohren Gänge und kleiden diese mit Kalk aus. Deren Steinkerne *B* sind keulenförmig $^1/_4$.

zurück waren aber verwandte Formen (Fig. 7, S. 7) häufiger. Unter den jetzt besser vertretenen *Sinupalliata*, die bis in das Devon zurückgehen, schließen sich an die jetzt nur noch in Westindien vereinzelt lebende *Pholadomya* zahlreiche gleichklappige, hinten klaffende und mit äußerem Bande versehene Arten und ähnliche Genera im Mesozoikum universell verbreitet an (Fig. 247). Auch ungleichklappige Formen wie *Corbula* gehen bis in die Trias zurück, und selbst so eigenartige wie die mit Hilfe ihres Fußes manchmal sogar in festes Gestein sich hineinarbeitenden Bohrmuscheln, z. B. die *Pholadidae* (Fig. 248), die öfters sekundäre Kalkhüllen ausscheiden, kommen im Mesozoikum, ja vielleicht schon im Karbon vor.

4. Unterordnung: † Cardioconchae.

Manche integripalliate, meist gleichklappige und radial gerippte, vielfach äußerlich Herzmuscheln ähnliche Formen (Fig. 249), die vom Karbon bis in das Untersilur meist in Ablagerungen wohl ruhigeren Meerwassers sich finden, lassen sich nicht sicher in die bisherigen Unterordnungen einreihen und werden deshalb hier als Anhang behandelt. Ihr gerader bis schwach gebogener Schloßrand ist kryptodont, das Band äußerlich vor und hinter oder nur hinter dem Wirbel gelegen, unter dem oft eine *Area* sich befindet (Fig. 250). Höchst bemerkenswert sind darunter die vom Karbon bis zum Untersilur

verbreiteten † *Conocardiidae* (Fig. 251), weil sie seltsam spezialisiert sind. Ihre Prismenschicht ist nämlich kompliziert gebaut, ihr verlängertes Vorderende klafft, wohl für den Byssus, und die abgestutzte Rückseite besitzt einen oft röhrenförmig verlängerten Ausschnitt, wahrscheinlich für nicht rückziehbare Siphonen.

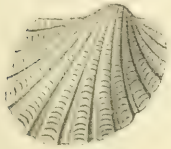


Fig. 249.
† *Buchiola eifeliensis Beushausen* (1895) (*U. O.* †*Cardioconchae*).
Oberdevon, Büdesheim, Eifel $^1/_1$.

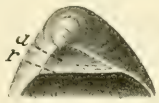


Fig. 250.
† *Cardiola interrupta Sow.* (*U. O.* † *Cardioconchae*).
Obersilur, Dvoretz, Böhmen (aus Barrande 1881) Zahnloser, gerader Schloßrand *r* mit *Area a* $^1/_1$.

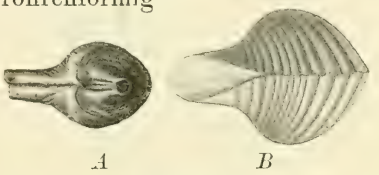


Fig. 251.
† *Conocardium* (*U. O.* † *Cardioconchae*).
A † *Conocardium Nysti de Koninck.* Unterkarbon, Tournay, Belgien (Original in der Münchner Sammlung). Von hinten und oben gesehen, mit erhaltenem Band auf der „Siphonal"röhre. $^1/_1$. *B* † *Conocardium aquisgranense Beushausen* (1895). Rheinisches Mitteldevon. Mit vorne unten klaffendem Schalenrand. Steinkern von unten $^1/_1$.

2. Ordnung: Anisomyaria.

Wenn auch bei diesen allermeist marinen Muscheln embryonal zwei Muskeln angelegt werden, läuft deren Verbindungslinie in der Regel nicht wie bei den allermeisten *Homomyaria* dem Schloßrande ungefähr parallel, sondern bildet einen verschieden großen Winkel mit ihm, und der vordere Muskel wird schwach (*Heteromyaria*, Fig. 237, S. 201) oder ganz rückgebildet (*Monomyaria*, Fig. 238, S. 201). Auch werden zwar embryonal Kerbzähnchen angelegt, die erwachsenen Tiere haben aber nur selten ein gut ausgebildetes Schloß. Nachdem auch Verwachsungen des Mantelrandes kaum vorkommen, also nur *Integripalliata* sich finden, und die Kiemen nur faden- oder blattförmig sind, wird hier das Band bei der Einteilung in etwa 15 Familien besonders berücksichtigt. Die Schalen sind meistens nur wenig gewölbt, eine Klappe ist in verschiedenen Familien öfters sogar ganz flach. Ohren und ein Byssusausschnitt finden sich nicht selten. Der innere Teil des Bandes ist übrigens bei den präkarbonischen Formen anscheinend nie auf eine oder mehrere Gruben oder eine Längsfurche konzentriert wie bei den meisten jüngeren, und hauptsächlich deshalb lassen sich die devonischen und silurischen Vertreter der einzelnen Familien großenteils nicht sicher auseinanderhalten.

Die Mehrzahl gehört gewiß der jetzt unwichtigen, im Meso- und Paläozoikum aber formenreichen Familie der *Aviculidae* an. Der lange gerade Schloßrand der etwas ungleichklappigen Schale endigt hier vorn in einem Ohr, hinten meist in einer flügelartigen Verlängerung

und trägt ein langgestrecktes Band, manchmal auch schwache Kerbzähnchen (Fig. 237, S. 201, u. 252). Nahe verwandt sind die sehr schief verlängerten † *Aucellen* des oberen Jura und der unteren Kreide mit kurzem Schloßrande (Fig. 256, S. 212), ferner gleichklappige dreieckige oder schief ovale Formen mit ganz vorn befindlichem Wirbel ohne Ohren, wie die devonischen und silurischen † *Ambonychiidae* und die mindestens bis in das Karbon zurückgehenden, spitz pyramidenförmigen *Pinnidae*, sowie die meistens schräg ovalen bis rhombischen *Pernidae*, deren Band in einer Reihe von Quergruben des langen, geraden Schloßrandes liegt, und die bis zum Perm vorkommen und in Kreide und Jura häufig und oft sehr stattlich sind (Fig. 255, S. 211).

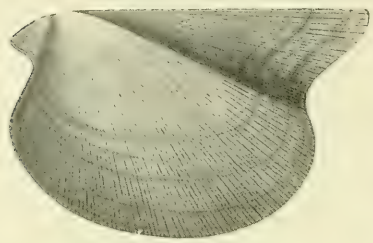


Fig. 252. † *Pterinea lineata Goldf.* (1834) (*O. Anisomyaria*).
Mitteldevon, Niederlahnstein. Mit flügelförmigem hinterem Schalenfortsatz, vorderem Ohr und geradegestrecktem Schloßrand $^1/_2$.

Durch ein auf eine dreieckige Grube beschränktes Band und völlige Reduktion des vorderen Schließmuskels unterscheiden sich von all diesen die gleichseitigen meist radial gerippten Kammuscheln, *Pectinidae* (Fig. 258, S. 213), und die oft etwas nach vorn verlängerten *Limidae*, deren älteste sichere Vertreter im Karbon vorkommen, und die im Käno- und Mesozoikum eine größere Rolle spielen.

Die *Spondylidae* (Fig. 253), in manchem den *Pectinidae* ähnlich, in den typischen käno- und mesozoischen Formen aber durch paarig symmetrische Schloßzähne (Isodontie) ausgezeichnet, sind mit der rechten Klappe festgewachsen. Durch linksseitiges Aufwachsen und den Mangel eines Schlosses unterscheiden sich von ihnen die meist rundlichen bis hoch ovalen *Ostreidae* (Fig. 238, S. 201), deren sichere Angehörige sich nur bis in die Trias, seltene fragliche jedoch bis in das Devon finden. Diese durch festsitzende Lebensweise stark beeinflußten Austern haben in Kreide und Jura besonders viele ungleichklappige Formen mit eingebogenem Wirbel († *Gryphaea* und † *Exogyra*, Fig. 257, S. 213).

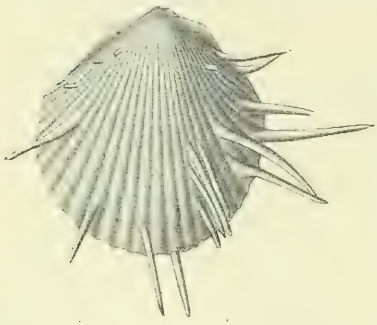


Fig. 253. *Spondylus* † *spinosus Sow.* (*O. Anisomyaria*).
Obere Kreide, Turon, Strehlen bei Dresden (aus Geinitz 1872/75). $^1/_2$.

In Muskel-, Band- und Schloßrandentwicklung an *Aviculidae*

erinnern endlich wieder die gleichklappigen, ungefähr keulenförmigen Miesmuscheln, *Mytilidae* (Fig. 254), an deren ganz vorgerücktem Wirbel aber keine Ohren vorhanden sind. Sie haben im Känozoikum und wohl auch schon im Karbon einige Süßwasserformen (*Dreissensia*, †*Najadites*), und in Kalk bohrende marine (*Lithodomus*) gehen bis in das Permokarbon, ja vielleicht bis in das Untersilur zurück. Die gewöhnlichen durch Byssus angehefteten (Fig. 254) sind aber nur bis zum Devon bekannt, doch schließen sich ihnen vielleicht im Mesozoikum die †*Modiolopsidae* an, welche vor allem durch einen tieferen vorderen Muskeleindruck sich unterscheiden, im Paläozoikum häufiger sind und schon im Untersilur vorkommen.

Fig. 254. *Mytilus* † *jurensis Mér.* (*O. Anisomyaria*). Oberer Jura, Haute Marne (aus Loriol 1872). Teilweise Steinkern $^1/_2$.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Muscheln.

Im Känozoikum stellen die Muscheln neben den Schnecken das Hauptkontingent der makroskopischen Bodenbewohner aller Gewässer und bilden im marinen Seichtwasser oft ganze Bänke, wie z. B. die Austern. In den mesozoischen Meeren traten sie aber schon gegenüber den Ammoniten zurück, und in den paläozoischen spielten sie neben den Brachiopoden, von denen sie schon im Mesozoikum oft an Individuenmenge übertroffen werden, nur eine geringe Rolle. Im Süßwasser aber waren sie bis zum Karbon zurück kaum unwichtiger als jetzt.

Für die Kreideformation sind besonders die †*Rudistae* und gewisse *Pernidae* (†*Inoceramus*, Fig. 255) und ungleichklappige *Pectinidae* (*Vola*, Fig. 258, S. 213) charakteristisch, im Jura die †*Diceraten*, gewisse *Ostreideae* und *Pholadomya* nebst Verwandten, auch sind in beiden Formationen die *Trigonien* sehr formen- oder wenigstens individuenreich. Für die Trias sind die †*Megalodonten* hervorzuheben, und in ihr erscheinen die ältesten sicheren Vertreter vieler jetzt noch blühender Familien, aber nur wenige sinupalliate. Diese treten im Paläozoikum ganz zurück, wo taxodonte und Formen mit schwachem Schlosse, †*Cardioconchae*, *Aviculidae* usw.

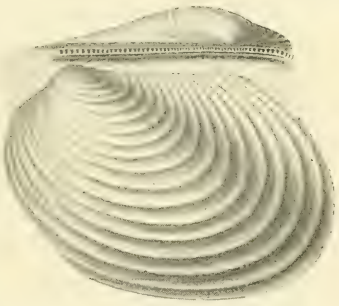


Fig. 255. †*Inoceramus Cripsi Mant.* (*O. Anisomyaria*). Obere Kreide, Gosau, Ostalpen (aus Zittel 1864). Linke Klappe von außen und innen, Schloßrand mit vielen Bandgruben, nicht taxodonten Zähnen! $^1/_2$.

bis zum Untersilur, im Süßwasser des jüngeren Paläozoikums aber †*Anthracosiidae* die Hauptrolle spielen.

Fast nur im Tertiär und Mesozoikum können manche individuenreiche kurzlebige Formen als Leitfossilien in Betracht kommen, seltener auch für Tiergeographie sich brauchbar erweisen. So sind die †*Aucellen* (Fig. 256) hauptsächlich im nordischen oberen Jura verbreitet, die †*Rudisten* aber für das warme Seichtwasser des einst erdumspannenden Mittelmeeres zur oberen Kreidezeit charakteristisch, während sie nördlich und südlich davon, wie in England, Norddeutschland, Böhmen und Südschweden einerseits und in Deutschostafrika andererseits, nur in seltenen dürftigen Exemplaren vorkamen. Die meisten Gattungen erscheinen aber universell verbreitet, und sehr viele sind außerordentlich langlebig. So geht nicht nur die sehr primitive *Nucula* und *Solenomya* und auch *Avicula* bis in das ältere Paläozoikum zurück, sondern auch eine so spezialisierte Form wie †*Conocardium* (Fig. 251, S. 209) fand man vom Karbon bis in das Silur verbreitet.

Fig. 256.
† *Aucella Gabbi* A. P. Pavlow (1907) (*O. Anisomyaria*). Oberster Jura (mittlere Portlandstufe), Moskau. Schale von rechts $^{2}/_{3}$, *a* Byssusausschnitt.

Die Stammesgeschichte der Muscheln ist im großen wie im einzelnen noch durchaus unklar. Wenn man auch auf Grund der Ontogenie sowie des primitiven Baues und des geologischen Alters der *Nuculidae* die *Anisomyaria* wie die *Homomyaria* auf einen taxodonten ähnlichen Typus theoretisch zurückführt, kommt man nicht über die Tatsache hinweg, daß mit Beginn des Silurs *Heteromyaria*, *Taxodonta*, *Desmodonta*, †*Cardioconchae* und vielleicht auch *Heterodonta* entwickelt sind, während die zweifelhaften kambrischen Reste (†*Fordilla* und fragliche *Taxodonta*) keinen Aufschluß geben. Sicher ist nur, daß die †*Cardioconchae* zwar teilweise recht primitiv sind, aber auch vielfach spezialisiert, und daß sie nur als Seitenausläufer, nicht als Ausgangspunkt der paläozoischen Muscheln zu betrachten sind, da sie erst im Obersilur und Devon hervortreten. Ja es fragt sich, ob hier nicht nur infolge ähnlicher Lebensweise Angehörige verschiedener Muschelgruppen ähnliche Schalenmerkmale erworben haben, wie ja z. B. Schloßlosigkeit gewiß öfters durch Reduktion bei dünnschaligen Muscheln sich ausbildet, und Konvergenzerscheinungen bei dem so einheitlichen Stamm der Muscheln auch sonst eine große Rolle spielen und eine Klärung von Systematik und Stammesgeschichte erschweren.

Sicher ist, daß die größten Differenzierungen der Muscheln erst im jüngeren Mesozoikum auftreten, wo die reichst verzierten Formen

(*Trigoniidae, Spondylidae*) und die allermeisten festgewachsenen (*Ostreidae*, Fig. 257, *Spondylidae*), darunter so merkwürdige wie die †*Rudistae*, blühen und die sinupalliaten und *Monomyaria* stärker hervorzutreten beginnen.

Die *Taxodonta* gehen ziemlich gleichmäßig bis zur Gegenwart durch, nie in großer Formenfülle und aberranten Modifikationen ihre Entwicklungskraft vergeudend. Die *Heterodonta* dagegen, die im Paläozoikum ganz bescheiden und mit integripalliaten Formen beginnen, entfalten sich im Mesozoikum zu zahlreichen Familien und geben hier dem aberranten Seitenzweig der *Pachyodonta* wie den typischen *Sinupalliata* Ursprung.

Ganz selbständig stehen die *Desmodonta* da, bei welchen *Sinupalliata* mit †*Allorisma* schon im Devon, also früher als bei den *Heterodonta* beginnen, wenn sie auch ebenfalls erst neuerdings eine größere Rolle spielen. Die *Integripalliata* aber sind auch hier im Paläozoikum die Herrscher und senden nur in der konstanten primitiven *Solenomya* einen letzten Vertreter bis in die Gegenwart.

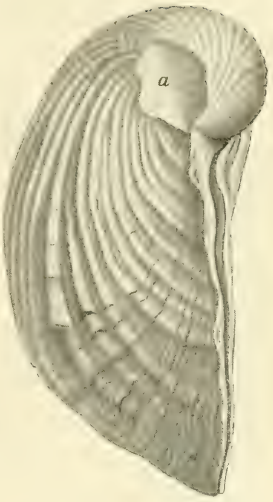


Fig. 257. *Ostrea* (†*Exogyra*) † *torosa d'Orb.* (*O. Anisomyaria*).
Oberste Kreide, Nordamerika (aus Coquand 1869).
Schale seitlich $^1/_2$, mit flacher Ober- und gewölbter Unterklappe.
a Anwachsstelle.

Wieder anders verhalten sich die *Anisomyaria*, welche im Devon und zu Beginn des Mesozoikums besondere Entwicklungszeiten erlebten, dann aber in ihrer Gestalten-Produktivität erschöpft sind. Bei ihnen scheinen die heteromyaren *Aviculidae* den Ausgangspunkt zu bilden, da Formen mit völliger Reduktion des vorderen Muskels und Beschränkung des Bandes auf eine Grube erst vom Karbon an hervortreten.

Kann man so von der Entwicklungsgeschichte der *Lamellibranchiaten* kein befriedigendes Bild entwerfen und nur einige Gesetzmäßigkeiten sicher stellen, so bieten die Muscheln doch in manchen Fällen besonders interessantes Material für stammesgeschichtliche Betrachtungen. Es sei hierzu nur das merkwürdige intermittierende Auftreten mancher Formen erwähnt, das nicht einer Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse zu entspringen,

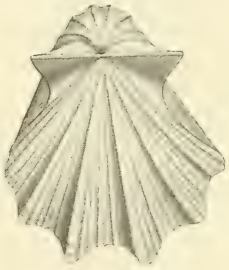


Fig. 258. *Vola* † *atava Röm.* (*O. Anisomyaria*).
Neokom, Ste. Croix (verbesserte Figur aus Pictet et Campiche 1868/71).
Von der gewölbten Unterklappe ist nur der Wirbel sichtbar $^2/_3$.

sondern dadurch erklärbar scheint, daß ein fortbestehender Ast zu verschiedenen Zeiten nahezu gleiche, immer wieder absterbende Seitensprossen treibt. Neben den auf Seite 205 besprochenen †*Megalodontidae* wäre hierfür vor allem die ungleichklappige *Pectiniden*-Form *Vola* (Fig. 258) als Beispiel zu nennen, die im Lias, in der Kreide und im Mitteltertiär immer wieder aus gleichklappigen *Pectinidae* hervorgeht.

4. Klasse: Gastropoda, Schnecken.

Die mannigfach differenzierten Schnecken sind fast alle unsymmetrisch gebaut, wenn auch sekundär eine äußerliche Symmetrie vorhanden sein kann. Ihr selten rückgebildeter Kopf enthält im Schlunde fast stets die systematisch sehr wichtige, fossil aber nicht erhaltungsfähige *Radula*. Der Fuß ist meistens breitsöhlig, bei marinen Formen öfters zum Schwimmen stark, selten (*Strombidae*) zum Springen etwas umgebildet.

Der bruchsackartig nach oben hinten ragende Eingeweidesack erfährt ontogenetisch stets eine Drehung, so daß er fast stets äußerlich unsymmetrisch und spiral gewunden ist.

Fig. 259. *Turbonilla* † *Euterpe Semp.* (*O. Ctenobranchia*, *F. Pyramidellidae*). Alttertiär (Oberoligocän) Kassel (aus Speyer 1870). Mit quer aufsitzendem Embryonalgewinde. $^{16}/_{1}$.

Infolge der Drehung mündet der After gewöhnlich rechts und weit vorn, selten hinten, die Verbindungsbahnen der paarigen Hauptganglien sind häufig 8förmig gekreuzt (streptoneur), und durch einseitige Reduktion ist eine Reihe von Organen unpaar und verlagert. Die unpaare Mantelhöhle ist vorn über den Nacken verschoben und enthält nur bei primitiven Formen ein Paar Kiemen (gewisse *Streptoneura*), meistens nur eine, oder ihre Innenfläche ist als „Lunge“ zur Luftatmung geeignet (*Pulmonata*, einige *Streptoneura*). Dementsprechend hat das dorsal gelegene Herz nur bei den Paarkiemern zwei vorn gelegene Vorkammern, sonst nur eine, welche sich wie die Atemorgane auch vorn (*Prosobranchia* und *Heteropoda*, *Pulmonata*), seltener hinten (*Opisthobranchia*) befindet. Die Öffnung der Mantelhöhle ist übrigens bei vielen *Streptoneura* zu einem vorn links gelegenen Atemsipho ausgezogen, und bei anderen mit langer Mantelhöhle hat ihre Decke ungefähr median einen Schlitz, der hauptsächlich dem Abgang der Exkremente dient.

Während ferner fast alle *Streptoneura* getrennt geschlechtlich sind, finden sich auch sehr viele hermaphrodite Schnecken (*Opisthobranchia*, *Pulmonata*). Stets entwickelt sich in den Eiern eine bewimperte Larve (*Veliger*), die dann bei den marinen Formen in der Regel frei herum-

schwimmt. Sie bildet eine asymmetrische, spirale, meist mit einem Deckel (*Operculum*) versehene Schale (*Nucleus*) aus, die oft eine andere Form, manchmal auch eine andere Drehungsrichtung hat wie die bleibende Schale (*Heterostylie*, Fig. 259) und bei Nacktschnecken rückgebildet wird. Sie ist manchmal bei derselben Art, statt normal, blasig aufgetrieben, wenn die Tiere tieferes Wasser bewohnen, also in ihrer Gestaltung wenigstens etwas von äußeren Verhältnissen abhängig.

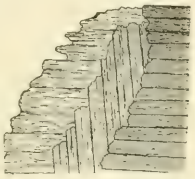


Fig. 260. Längsschliff, $^{160}/_{1}$ ca., durch die Prismenschicht eines rezenten *Strombus gigas* (*O. Ctenobranchia, F. Strombidae*). (Aus Bronn - Keferstein 1862/66). Die Prismen der einzelnen Schichten liegen ungefähr unter einem rechten Winkel gegeneinander.

Die bleibende Schale wird, wie die Embryonalschale, an der Oberfläche des Eingeweidesackes und des Mantels ausgeschieden und entspricht so deren Form. Sie besteht allermeist aus kohlensaurem Kalk (?Aragonit) auf organischer Grundlage (Konchin), in der Regel in drei Lagen, die aus schrägen Prismen zusammengesetzt sind (*Ostracum* = Prismen = Porzellanschicht, Fig. 260). Außerdem ist meistens eine unverkalkte Epidermis vorhanden, die gewöhnlich der Träger der fossil sehr selten (Fig. 3, S. 7) erhaltenen Farbstoffe ist und wie jene Hauptschicht vom Mantelrand ausgeschieden wird. Besonders bei primitiveren *Prosobranchia* findet sich ferner innen noch eine Perlmutterschicht, deren dünne, der Innenfläche parallele Kalklamellen von der Mantelfläche ausgeschieden werden; sehr häufig ist aber auch sie porzellanartig und dann nur schwer von der Hauptschicht zu trennen.

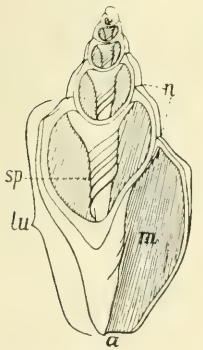


Fig. 261. Durchschnitt durch eine *Voluta* (*O. Ctenobranchia, F. Volutidae*) aus dem Eocän des Pariser Beckens. (Orig.) $^{1}/_{1}$. *m* Mündung, *a* Ausguß, *sp* massive Spindel mit Spindelfalten, *n* Nähte, *lu* Höhe des letzten Umgangs.

Der Schale (Fig. 261) liegt die Form einer spitz beginnenden Röhre zugrunde, die in der Regel in ungefähr geometrischer Progression, manchmal aber auch sehr rasch an Weite zunimmt. Sie wird selten sekundär symmetrisch und dann oft mützenförmig (Fig. 9, S. 11), allermeist ist sie spiral gewunden und zwar so, daß ihre dem Beschauer zugewendete Öffnung rechts liegt, wenn man ihren Anfangsteil nach oben stellt (rechts gewunden). Nur

Fig. 262. Linksgewundene Schale von *Trophon* † *propinquus Ald.* (*O. Ctenobranchia, F. Fusidae*). Pliocän (Crag.), England, (aus Wood 1872). *si* Atemröhre (Siphonalröhre) $^{1}/_{1}$.

wenige Genera, Arten oder Individuen haben links gewundene (Fig. 262), und auch nur einige, besonders paläozoische Genera in einer Ebene aufgewundene (nautiloide) Schalen (Fig. 268, S. 221).

In der Regel ist also eine Kegelspirale (Schneckenspirale) vorhanden, deren Umgänge sich aneinander legen und sich teilweise oder ganz (involute Schalen) umhüllen. So entstehen hohe, turmförmige bis kreiselförmige, nieder konische bis scheibenförmige und auch eichel- oder eiförmige bis kugelige Gehäuse, an welchen man eine Spitze *(Apex)* mit bestimmtem Winkel und eine in den Abbildungen meistens wagerecht gestellte Basis unterscheidet, und unter deren Höhe oder Länge man den Abstand der Spitze von dem Unterrande der Mündung versteht, und an deren Seiten bei nicht involuten Formen die Schraubenlinie der „Nähte", d. h. der Grenzlinien der spiralen Umgänge, zu sehen sind (Fig. 262), die verschieden steil ansteigen. Legen sich die Umgänge in der idealen Achse des Kegels dicht aneinander, so entsteht eine massive „Spindel" (*Columella*, Fig. 261); legt sich der letzte Umgang allein dieser Achse nicht an, so entsteht in der Mitte der Gehäusebasis eine Vertiefung, der „falsche Nabel"; berühren sich die Umgänge längs dieser Gehäuseachse nicht, so entsteht eine von unten bis oben durchgehende Höhlung, ein „echter Nabel" (Fig. 285 *B*, S. 228). Selten berühren sich alle Umgänge kaum oder nicht mehr, oder werden die späteren frei und unregelmäßig (*Vermetidae*, Fig. 27, S. 26). Besonders bei langen Kegelformen können sich übrigens oben im Innern Kalkscheidewände bilden und dann kann die Spitze abgeworfen werden, aber auch bei ganz niederen Gewinden wie denen der †*Euomphalidae* (Fig. 263) finden sich solche Septen oder Ausfüllungen. Bei dickschaligen involuten Gehäusen dagegen werden die älteren inneren Schalenteile öfters verdünnt oder ganz resorbiert.

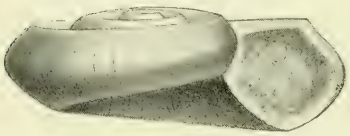


Fig. 263. † *Euomphalus pentangulatus Sow.* (*U. O. Rhipidoglossa, F.* † *Euomphalidae*).
Unterkarbon, Kildare, Irland (aus Bayle 1878). $^3/_4$.

Die runde, ovale, sichel- oder schlitzförmige Schalenmündung, deren Form dem Körperquerschnitte an der Basis des Eingeweidesackes entspricht, hat selten eine „ganzrandige", d. h. eine zusammenhängende, dem ganzen Umfange des letzten Umganges entsprechende Umgrenzung (Fig. 264), sondern sie ist meist in eine „Außen- und Innenlippe" geteilt, die oft Komplikationen abhängig von denen des Mantelrandes zeigen. So entspricht in der Regel einem Mantelschlitze ein solcher in der Außenlippe, der bei dem Schalenwachstum sich hinten ganz schließt, wodurch ein „Schlitzband" (Fig. 267, 268, S. 220/21)

entsteht, oder der bis auf ein oder mehrere Löcher verwächst. Dem Atemsipho entspricht meistens vorn unten eine gerade oder rückgebogene, sehr verschieden lange Rinne (Ausguß oder Sipho), wonach man „siphonostome“ (Fig. 261, 262, S. 215) von „holostomen“ (Fig. 263, S. 216) Gehäusen unterscheidet. Oft ist auch die Innen- oder Außenlippe schwielig verdickt, und an ihnen wie an der Spindel können sich Falten befinden (Fig. 261, S. 215 u. 280, S. 225).

Da das Wachstum am Mundrand erfolgt, sind die Anwachsstreifen ihm im ganzen parallel, also quer, äußere Verdickungen der Außenlippe werden dabei öfters nicht resorbiert und bezeichnen dann als Querwülste auf den Umgängen Wachstumspausen (Fig. 289, S. 231). Außerdem kann die Außenseite der Schale durch quere oder durch längs, d. h. in der Regel spiral verlaufende Verzierungen (Höcker, Knoten, Stacheln, Rippen, Leisten oder Streifen) geschmückt (skulptiert) sein, die für die Detailsystematik wichtig sind. Der Nucleus ist sehr häufig skulpturlos (Fig. 259, S. 214) und schon dadurch von der bleibenden Schale verschieden, an der wiederum nicht selten Altersverschiedenheiten der Verzierung nachzuweisen sind (Fig. 28, S. 26). Meistens tritt zuerst eine Querskulptur auf, die dann oft in eine Längsskulptur übergeht, nicht selten findet sich aber auch eine primäre Längsstreifung, und bei mesozoischen *Pleurotomarien* wurde eine primäre Gitterstruktur nachgewiesen.

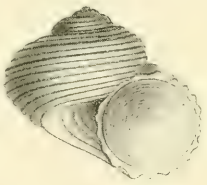


Fig. 264.

† *Oriostoma globosum Schloth. sp.* (*U. O. Rhipidoglossa*, *F. Turbinidae*). Obersilur, Gotland (aus Lindström 1884). Mit Nabel und Deckel versehene Schneckenschale $^1/_1$.

Das Tier kann in der Regel seinen Kopf und Fuß ganz in die Schale zurückziehen mit Hilfe des *Musculus columellaris*, der bei mützenförmigen Schalen eine hufeisenförmige Ansatzstelle hat, bei spiralen aber einfach an die Spindel oder die Innenwand ungefähr im Schwerpunkt des Gehäuses sich anheftet. Die allermeisten *Streptoneura*, jedoch nur ganz wenige *Opisthobranchia* und *Pulmonata* haben auch nach dem Larvenzustande hinten oben auf dem Fuße einen Deckel (*Operculum*), welcher bei der Zusammenziehung des genannten Muskels die Schalenmündung ganz oder teilweise verschließt (Fig. 264). Er ist hornig (*Konchin*) oder kalkig (kohlensaurer Kalk), häufig von komplizierter Struktur, nicht selten bei nahen Verwandten, z. B. *Natica*-Arten hierin verschieden, sehr oft spiral, und zwar in umgekehrter Richtung wie die Schale, oft konzentrisch, dünn bis sehr dick (Fig. 264 u. 269, S. 221).

Eine Abhängigkeit der Schale von der Lebensweise läßt sich insofern nachweisen, als sie besonders bei Formen, die in stark

bewegtem Wasser leben, jedoch selbst sehr wenig aktiv sind, mützenförmig ist, z. B. *Patella* (Fig. 9*A*, S. 11), bei einigen festgehefteten unregelmäßig wird (*Vermetus*, Fig. 27, S. 26) und vor allem bei planktonischen *(Heteropoda* und *Pteropoda)* sehr dünn und oft symmetrisch (Fig. 280, S. 225) oder rückgebildet wird; sie ist ferner bei beweglichen kriechenden Schnecken besonders häufig involut, bei solchen, die vor allem an senkrechten Flächen (Baumstämmen Fig. 287, S. 228, Felsen) kriechen, turmförmig, und endlich am dicksten und größten, auch am häufigsten reich skulptiert bei Bewohnern warmen Seichtwassers, wo sie bis zu einem halben Meter Länge erreicht, während sie sonst meistens zwischen ein bis mehreren Zentimetern schwankt.

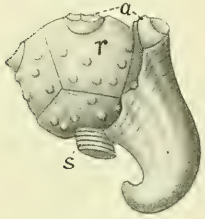


Fig. 265.

† *Platyceras aequilaterum Hall (Gastropoda, O. Ctenobranchia, F. Capulidae)*, Schmarotzer an der Afterseite des Kelches von † *Platycrinus hemisphaericus Meek u. Worthen (Crinoidea, O. † Camerata)*.

Unterkarbon (Keokuk-Stufe), Indiana (aus Keyes 1888).

a Armbasis, *r* Radiale, *s* oberste Stielglieder $^1/_1$.

Die Schnecken bewohnen jetzt alle Lebensreiche, außer den ständig vereisten Zonen und der Luft; dem entspricht auch, daß man über 20000 rezente Arten und darunter über 12000 kiemenatmende, meist Bewohner des marinen Seichtwassers, unterscheidet. Die sehr zahlreichen Land- und auch viele Süßwasserbewohner sind Lungenatmer *(Pulmonata* und einige *Prosobranchia)*, parasitisch leben nur wenige marine Formen an und in *Echinodermen* (Fig. 265).

Die Süßwasserschnecken und die allermeisten beschalten Formen des Meeres gehören zum vagilen Benthos, manche davon, wie *Naticidae* und *Bullidae*, wühlen sogar im Schlamm, andere marine Schnecken *(Heteropoda* und *Pteropoda)* aber leben planktonisch. Während endlich fast alle *Pulmonata* und holostomen *Prosobranchia* Pflanzenfresser sind, sind die siphonostomen *Prosobranchia* Raubtiere, und einige von ihnen sind imstande, mit ihrer Zunge Molluskenschalen anzubohren.

Die Einteilung beruht in erster Linie auf der Beschaffenheit des Nervensystems und der Geschlechtsorgane, der Lage der Herzvorkammern und Atemorgane, die Unterabteilungen wurden vor allem nach der Ausbildung der *Radula* und des Fußes geschaffen und so die Unterklasse der *Streptoneura* = *Prosobranchia* mit den Ordnungen *Aspidobranchia*, *Ctenobranchia* und *Heteropoda*, und die der *Euthyneura* mit den Ordnungen *Opisthobranchia* und *Pulmonata* begründet, also auf Merkmale, die fossil nicht nachweisbar sind.

Die Schale wie der Deckel gibt nur zu wenig Auskunft über den

Bau der Tiere und erweist sich deshalb als ungeeignet zur Systematik im Großen. Ganz nahe Verwandte, wie z. B. in der Familie der *Helicidae* können sich in der Gestalt ihrer Gehäuse ziemlich verschieden verhalten, andererseits sehr different gebaute Schnecken ganz ähnliche Schalen haben, z. B. *Patella (Prosobranchia)* und *Siphonaria (Pulmonata)* (Fig. 9, S. 11). Im Kleinen aber, zur Begründung von Arten und Gattungen, oft auch von Familien, wird die Schale in erster Linie verwertet (ihre Gesamtform, Höhe des Gehäuses, Zahl und Gestalt der Umgänge, Ausbildung der Mündung, Skulptur, Deckel usw.), und der Paläozoologe ist allein auf die schon im Unterkambrium vorhandenen Schalen angewiesen.

1. Unterklasse: Streptoneura (= Prosobranchia).

Die hierher gehörigen Schnecken haben stets eine achterförmige Verbindung der Hauptganglien, vorn gelegene Atmungsorgane und zwar allermeistens Kiemen, und deshalb vor der Herzkammer gelegene ein oder zwei Vorkammern. Die fast sämtlich getrennt-geschlechtlichen Tiere, deren Weibchen in der Regel etwas weitere Schalen besitzen, haben meistens eine spirale Kegelschale mit Deckel, insbesondere die jetzt hauptsächlich in wärmeren Gegenden verbreiteten Land- und Süßwasserbewohner, während die Gehäuse der sehr viel zahlreicheren Bewohner aller Meeresteile mannigfaltigere Formen zeigen. Ihnen gehört die große Mehrzahl der Schnecken bis in das Unterkambrium zurück an. Fast nur nach der Ausbildung der Kiemen, der *Radula* und z. T. auch des Fußes unterscheidet man die drei Ordnungen *Aspidobranchia, Ctenobranchia* und *Heteropoda.*

1. Ordnung: Aspidobranchia.

Im Nervensystem und in den zweifiederigen Kiemen, die manchmal ebenso wie auch andere Organe sogar noch paarig, selten rückgebildet und durch sekundäre Kiemen ersetzt sind, erweisen sich die fast ausschließlich marinen und stets wohlbeschalten Formen als primitivste Schnecken und gehen dementsprechend bis in das Unterkambrium zurück.

Die **Unterordnung *Docoglossa***, deren rezente Vertreter in marinem Flachwasser häufig sind, enthält nur Schnecken mit zwar embryonal spiraler, erwachsen aber zweiseitig symmetrisch napfförmiger Schale (Napfschnecken *Patellidae* usw., Fig. 9*A*, S. 11). Fossile, z. T. allerdings unsichere Angehörige fand man außer im Perm in allen Formationen, im älteren Paläozoikum auch fragliche Formen mit fast

A *B*

Fig. 266. † *Tryblidium unguis Lindström* (1884) (*U. O. Docoglossa, F. Patellidae*).
Obersilur, Gotland.
Schale $^2/_3$. *A* von innen, mit deutlich erhaltenem Muskeleindruck, *B* seitlich.

ganz randlich statt subzentral gelegenem *Apex* (Fig. 266).

Die andere größere **Unterordnung, *Rhipidoglossa,*** erweist sich in den paarigen Vorhöfen des Herzens und den meist paarigen Kiemen als besonders primitiv. Auch hat der Mantel häufig einen Schlitz, was dann in der Regel an der sehr verschieden gestalteten Schale als Schlitz und Schlitzband oder Loch zum Ausdruck kommt. Sie ist meist mit einem Deckel, sehr selten z. B. bei † *Murchisonia,* mit einem kurzen Ausguß versehen und zeigt in der Regel eine wohlausgebildete Perlmutterschicht.

Unter den mit einem Schlitz versehenen, ausschließlich marinen Formen sind die jetzt nur in tieferen Küstengewässern selten vorkommenden *Pleurotomariidae* (Fig. 267), in mehr oder minder spitzer bis treppenförmiger Kegelspirale aufgebaute Schnecken, wichtig. Denn sie sind im Tertiär auch in Europa, früher universell auch im Seichtwasser verbreitet und im Jura, Karbon und Devon besonders häufig und lassen sich in Formen, die allerdings nur eine Bucht an der Außenlippe zeigen, bis in das Unterkambrium verfolgen. Trotz ihrer Konstanz konnte man an diesen jetzt wie schon im Obersilur manchmal bis über 2 dm großen Formen, an die sich in der Trias und im Paläozoikum die perlmutterlosen, z. T. mit einem schwachen Ausguß versehenen, hohen † *Murchisoniidae* enge anschließen, eine Reihe von Entwicklungserscheinungen feststellen.

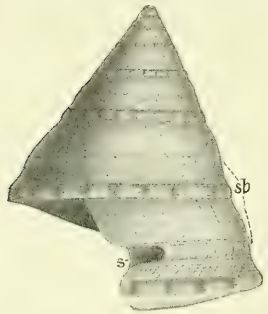


Fig. 267.
Pleurotomaria † *subfasciata d'Orb.* (*U. O. Rhipidoglossa, F. Pleurotomariidae*).
Mittlerer Dogger, Sherborne, England (aus Hudleston 1895/96).
s Schlitz, *sb* Schlitzband $^1/_2$.

Napfförmige deckellose Formen *(Fissurellidae)* sind rezent wichtiger, gehen aber nur bis in das Karbon zurück. Ihre Schalen unterscheiden sich von denjenigen der *Docoglossa* durch den Schlitz, der jetzt meist zu einem Loch geschlossen ist, früher häufiger randständig war. An sie kann man wohl am ersten die auf die Trias und besonders auf das Paläozoikum beschränkten † *Bellerophontidae* anschließen, deren meist dicke, mit Schlitz und Schlitzband versehene und in der Regel involute Schale als Ausnahme unter den *Gastropoden* von Anfang an in einer Ebene spiral,

also zweiseitig symmetrisch ist (Fig. 268). Ebenso verbreitet sind die † *Euomphalidae*, in sehr niederer, manchmal offener Kegelspirale aufgewundene Schnecken ohne Schlitz und z. T. mit Kalkdeckel (Fig. 263, S. 216), die wie auch manche rezente *Ctenobranchia* z. T. Fremdkörper an die Schale anheften können, und die sich wohl an die *Pleurotomariidae* anreihen. Andere ebenfalls schlitzlose Familien, die jetzt noch eine ziemliche Rolle spielen, wie die konisch spiralen, im Warmwasser lebenden *Turbinidae* (Fig. 264, S. 217) und *Trochidae*, haben schon im Silur Vertreter, deren Schalen oft von denen ctenobrancher *Littorinidae* nicht zu unterscheiden sind, und an welche sich wohl die paläo- und mesozoischen † *Trochonematidae* anschließen. Endlich finden sich die halbkugelig eingerollten, durch eine schwielige Innenlippe und Resorption der inneren Umgänge charakterisierten *Neritidae*, die jetzt z. T. auch im Süßwasser leben, zwar nur bis in die Trias, haben aber schon hier und im Paläozoikum marine Verwandte, die *Neritopsidae*, deren Hauptentwicklung in der Trias liegt (Fig. 3, S. 7), und die sich von jenen vor allem durch ihre nicht spiralen Kalkdeckel unterscheiden (Fig. 269).

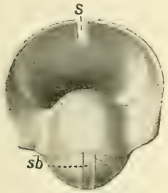


Fig. 268. † *Bellerophon bicarenus Lev.* (*U. O. Rhipidoglossa, F.* † *Bellerophontidae*).
Unterkarbon, Tournay, Belgien (aus Bayle 1878).
s Schlitz, *sb* Schlitzband, um alle Umgänge herumlaufend, $^1/_2$.

Fig. 269. ?†*Naticopsis planispira Phill.* (*U. O. Rhipidoglossa, F. Neritopsidae*).
Unterkarbon(Kohlenkalk), Visé, Belgien (aus de Koninck 1881).
Operculum von innen $^1/_1$; oben und unten Rand unvollständig.

2. Ordnung: Ctenobranchia.

Die Schnecken, die nur eine kammförmige Kieme, sehr selten eine Lunge, und nur einen Vorhof, sowie ein in der Regel konisch spirales Gehäuse haben, zerfallen in eine große Anzahl vorwaltend mariner Familien. Sie werden nach der *Radula*, also nach einem fossil unbekannten Organe, in mehrere Unterordnungen zusammengefaßt, während der Paläozoologe höchstens die nicht scharf getrennten Gruppen der *Asiphonata* und *Siphonata* je nach dem Fehlen oder der konstanten Ausbildung eines deutlichen Ausgusses der Gehäusemündung unterscheiden kann.

Zu ersteren gehören als älteste Familie die vielgestaltigen, spiralen bis mützenförmigen, stets weitmündigen *Capulidae*. Sie bleiben z. T. fast unbeweglich, selten schmarotzen sie sogar (Fig. 265, S. 218). Ihre altpaläozoischen, schon im Kambrium vorhandenen Vertreter sind in der Form ihrer Schale nicht selten äußerst variabel, wie das ja bei festsitzenden Bodenbewohnern häufig vorkommt. Oft direkt fest-

gewachsen und deshalb nur in der Jugend regelmäßig spiral sind die *Vermetidae* (Fig. 27, S. 26), deren Gehäuse z. T. fast nur in der Struktur von gewissen Wurmröhren *(Serpula)* zu unterscheiden und daher im Mesozoikum und jüngeren Paläozoikum großenteils noch nicht sicher zu bestimmen sind.

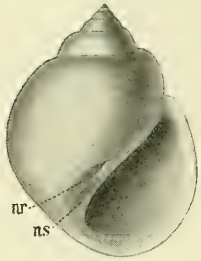


Fig. 270.
Natica † augustata Grat. (*O. Ctenobranchia, F. Naticidae*).
Alttertiär (Oligocän), Gaas, Südfrankreich (aus Bayan 1873).
nr Nabelritze, *ns* den Nabel bedeckende Nabelschwiele. $^1/_2$.

Die in heutigen Meeren weit verbreiteten *Naticidae*, deren weitmündige Schalen (Fig. 270) öfters schwer von denen der aspidobranchen *Neritidae* zu unterscheiden sind, waren schon in der Trias häufig. Dort treten die jüngsten der ihnen recht ähnlichen † *Macrochilinen* auf, die bis in das Silur zurückgehen und wie die ebenso verbreiteten turmförmigen † *Loxonematidae* (Fig. 271) z. T. einen schwachen Ausguß besitzen und gleich wie die den letzteren sehr ähnlichen

Fig. 271. †*Loxonema Noë Clarke* (1904) (*O. Ctenobranchia, F. †Loxonematidae*).
Oberdevon (Naples-Stufe), New York.
Schale unten unvollständig $^3/_1$.

Fig. 272.
Turritella † sexlineata Roem. (*O. Ctenobranchia, F. Turritellidae*).
Obere Kreide (Senon), Aachen (aus Holzapfel 1888). $^3/_4$.

Fig. 273.
Cerithium † mixtum Defr. (*O.Ctenobranchia, F. Cerithiidae*).
Alttertiär (Mitteleocän), Paris (aus Deshayes 1866). $^3/_4$.

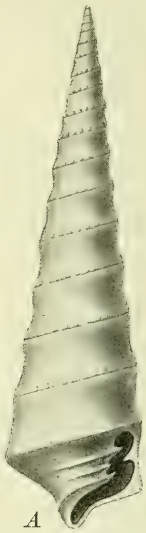


Fig. 274.
A † Nerinea Austinensis F. Roemer (1888) (*O. ? Ctenobranchia, F. † Nerineidae*).
Obere Kreide (Turon), Texas. $^3/_4$.
B † Ptygmatis pseudobruntrutana Gemm. (*O. ? Ctenobranchia, F. † Nerineidae*).
Oberer Malm (Tithon), Mähren (aus Zittel 1873) Längsschnitt, der das durch Falten eingeengte Lumen der Umgänge zeigt, $^3/_4$.

mesozoischen † *Pseudomelaniidae* den rezenten *Pyramidellidae* nahe stehen sollen (Fig. 259, S. 214).

Die *Paludinidae* (Fig. 28, S. 26), welche jetzt im Süßwasser fast universell verbreitet sind, in entsprechenden Ablagerungen aber nur bis in den mittleren Jura sich zurückverfolgen lassen, haben im Jungtertiär (Pliocän) Slavoniens eine der wenigen exakt begründeten Entwicklungsreihen geliefert. Unter den anderen ganzrandigen Süßwasserformen, von welchen die winzigen *Hydrobiidae* im Tertiär Europas manchmal ganze Schichten erfüllen, sind die jetzt auf wärmere Gegenden beschränkten, auch bis zum Jura bekannten *Melaniidae* wegen ihres Gestaltenreichtums wichtiger. Ihre vielfach reich verzierten Schalen sind oft treppenförmig, also ähnlich wie bei Fig. 275, nicht selten mit einem Ausguß versehen, oft aber auch einfach turmförmig. Letztere gleichen dann sehr den fossil ebenfalls sehr häufigen, marinen *Turritellidae* mit meist spiraler Skulptur (Fig. 272), von welchen kleine Formen schon in der Trias, fragliche († *Aclisina*) sogar im Untersilur sich finden.

Fig. 275. † *Purpuroidea Reußi Hoernes* (1856) (*O. Ctenobranchia, F.* † *Purpurinidae*). Obere alpine Kreide, Gams, Steiermark. $^1/_2$.

Ebenfalls turmförmig sind die *Cerithiidae*, aber sie sind durch reichere Skulptur und vor allem durch einen kurzen Ausguß vor den *Turritellidae* ausgezeichnet (Fig. 273). Sie sind jetzt wie im Tertiär im Meer und Brackwasser häufig und hatten im Alttertiär Europas ihre größten, bis über $^1/_2$ m langen Formen, im älteren Mesozoikum Europas aber nur fragliche Angehörige. Ihnen äußerlich recht ähnlich sind die ausschließlich in mesozoischen Meeresablagerungen verbreiteten Schalen der † *Nerineidae*, deren Außenlippe unter der Naht einen Einschnitt hat, und deren Innenraum durch Längsfalten an der Spindel und den meist dicken Umgangswänden mehr oder weniger stark verengt ist (Fig. 274). Ihr Weichkörper muß darnach einen eigenartigen Bau gehabt haben, und es ist fraglich, ob sie hier anzureihen sind oder etwa bei den *Opisthobranchia*, wo ähnliche Innenfalten vorkommen.

Eine ebenfalls nicht ganz sicher einzureihende Familie sind die marinen, von der Kreide bis in das Silur zurückgehenden dickschaligen † *Purpurinidae* (Fig. 275) mit mäßig hohem, treppenförmig abgesetztem Gewinde und kurzem Ausguß.

Die zahlreichen weiteren Familien, deren Angehörige alle einen Ausguß oder längeren Sipho haben, sind jetzt vor allem in warmen

Meeren oft in sehr großen oder sehr vielen Formen verbreitet, fossil im Tertiär, z. T. noch in der Kreide auch Europas häufig, selten schon im Jura vertreten. Zu erwähnen sind davon die *Aporrhaidae* (Fig. 288, S. 230) und *Strombidae*, welche sich durch eine geflügelte, gelappte oder verdickte Außenlippe auszeichnen, und die involuten, mit schmaler Mündung versehenen Porzellanschnecken, *Cypraeidae* (Fig. 276), sowie die *Volutidae* (Fig. 261, S. 215), deren dicke Schalen auch einen großen letzten Umgang und eine längliche Mündung haben, aber durch ein höheres Gewinde und Spindelfalten sich unterscheiden. Mit einem oft langen Sipho versehen sind die *Muricidae* (Fig. 289, S. 231), welche dazu durch besonders starke Skulptur und mehr rundliche Mündung gekennzeichnet sind, und die weniger verzierten, häufig mehr turmförmigen *Fusidae* (Fig. 262, S. 215, u. 290, S. 232).

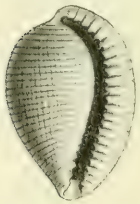


Fig. 276. *Cypraea † elegans Defr.* (*O. Ctenobranchia, F. Cypraeidae*). Alttertiär (Mitteleocän), Pariser Becken (aus Cossmann 1903). $^1/_1$.

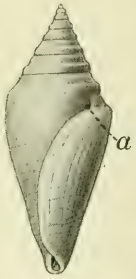


Fig. 277. *Conus* (*Conorbis*) *† procerus Beyr.* (*O. Ctenobranchia, F. Conidae*). Alttertiär (Unteroligocän), Lattorf, Anhalt (aus Koenen 1890). *a* Schlitzartige Einbuchtung. $^1/_1$.

Endlich sind noch hervorzuheben die *Pleurotomidae*, die den letzteren Formen ähnlich, aber durch einen unter der Naht liegenden Schlitz ausgezeichnet sind, der sich wohl unabhängig von dem der *Pleurotomariidae* entwickelte. Sie sind jetzt vom Seichtwasser bis in die Tiefsee weitverbreitet, während die *Conidae* jetzt vor allem tropisch sind. Ihre konischen Gehäuse (Fig. 277) haben eine spaltförmige Mündung und zeigen eine teilweise Resorption der Innenwände. Die fossilen Vertreter all dieser siphonaten Schnecken zeigen fast nur in der geographischen Verbreitung Bemerkenswertes gegenüber den rezenten.

Fig. 278. *Carinaria † mirabilis Cossmann* (1902) (*O. Heteropoda*). Alttertiär (Eocän) bei Nantes, Loire. $^1/_1$.

3. Ordnung: Heteropoda.

Die an das pelagische Leben in wärmeren Meeren angepaßten *Ctenobranchia* mit umgebildetem Fuß und mehr oder weniger reduziertem Eingeweidesack haben z. T. eine sehr dünne Kalkschale. Sie ist bald mützenförmig, bald in einer Ebene spiral und mit einem Schlitz versehen, und dann, abgesehen von ihrer Zartheit und asymmetrisch spiralen Embryonalschale, den *† Bellerophontidae* (*Aspidobranchia*, S. 220/21) ähnlich. Solche Schalen fand man aber nur selten fossil im Tertiär Südeuropas und der Antillen (Fig. 278).

2. Unterklasse: Euthyneura.

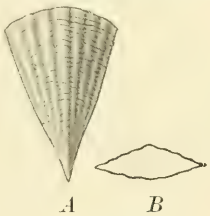
Bei diesen sämtlich hermaphroditen Schnecken sind die Eingeweidestränge des Nervensystems fast stets symmetrisch gelagert, aber wohl nur sekundär, denn die Schalen, welche übrigens bei vielen bis zum Verschwinden rückgebildet sind, sind allermeist unsymmetrisch spiral. Hauptsächlich nach den Atemorganen unterscheidet man die zwei scharf getrennten Ordnungen *Opisthobranchia* und *Pulmonata*.

1. Ordnung: Opisthobranchia.

Die Vorkammer liegt hier immer hinter der Herzkammer, wo sich auch die manchmal rückgebildete Kieme der ausschließlich marinen Tiere befindet. Sowohl die bodenbewohnenden (*Opisthobranchia* im engeren Sinne) als die planktonischen *(Pteropoda)* neigen vielfach zu oft völliger Rückbildung der Schale. Fossil bekannt sind nur die wohlausgebildeten, aber fast immer deckellosen Gehäuse der ersten **Unterordnung *Tectibranchia*.**

Fig. 279. †*Actaeonella Renauxiana d'Orb.* (*O. Opisthobranchia, F. Actaeonidae*). Obere Kreide, Gosau, Salzkammergut (aus Zekeli 1852). Außenlippe abgebrochen. $^1/_2$.

Davon haben mehrere, in der Regel auf oder im weichen Meeresboden lebende Formen festere, mehr oder weniger involute Spiralschalen mit unten abgerundeter, meistens hoher Mündung. Die der *Actaeonidae*, ihrer ursprünglichsten Vertreter, sind sogar ziemlich dick und oft mit Spindelfalten versehen (Fig. 279). Sie gehen bis in das Karbon zurück, während man die andern höchstens bis in das jüngere Mesozoikum verfolgen konnte.



A *B*

Fig. 280. *Balantium* † *superbum Fuchs* (1902) (*U. O. Tectibranchia* [*Pteropoda*]). Alttertiär, Mähren. *A* kegelförmige Schale, *B* Querschnitt $^1/_1$.

Auch die kleinen zarten, meistens zweiseitig-symmetrischen und häufig konischen Kalkschalen der fast nur Warmwasser bewohnenden pelagischen Familien — ihre Kaltwasserbewohner sind fast alle nackt —, deren Kopf rückgebildet und deren Fuß mit Flügelanhängen versehen ist *(Pteropoda)*, konnte man mit Sicherheit nur im Tertiär, besonders Südeuropas und Österreichs (Fig. 280), und in der oberen Kreide Syriens nachweisen.

Allerdings kommen Schälchen, die der spitzkonischen glatten *Styliola* ähneln, auch im Devon vor. Dort reihen sich ihnen die auch in silurischen Hochseeablagerungen häufigen † *Nowakien* († *Tentacu-*

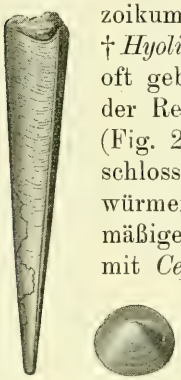
lites p. p.) an (Fig. 281), deren quer- und meist auch längsgestreifte gerade Gehäuse wie bei den *Pteropoda* sehr dünn und mit einer Embryonalblase versehen sind. Aber der große zeitliche Abstand mahnt zur Vorsicht bei der Beurteilung der systematischen Stellung dieser Reste.

Fig. 281. † *Tentaculites* (†*Nowakia*) *acuarius Richter*. Mitteldevon (Tentaculitenschiefer), Thüringen (aus Novák 1882). Steinkern $^{10}/_{1}$.

Anhang.

In der Regel werden als unsichere Zugehörige der *Pteropoda* langgestreckte, spitz beginnende Kalkröhren des marinen Paläozoikums angeführt, aber ihre Struktur und die nicht selten in ihrem Anfangsteil nachgewiesenen Querböden lassen sie, abgesehen von der zeitlichen Trennung, kaum als Verwandte betrachten, erlaubte jedoch auch noch keine sichere Angliederung an andere Tiergruppen.

Die in Seichtwasserablagerungen des Devon und Silur oft massenhaft vorkommenden † *Tentaculiten* sind den † *Nowakien* zwar äußerst ähnlich, ihre einige mm bis über 2 cm langen Schälchen sind aber dick, nie längsgestreift und beginnen spitz. Sie gehören vielleicht zu Röhrenwürmern. Auch die mehrere cm bis über 1 dm langen Schalen der im ganzen Paläozoikum, vor allem Europas und Nordamerikas, gefundenen † *Hyolithidae* bestehen aus kohlensaurem Kalk. Sie beginnen oft gebogen, sind meistens glatt oder quergestreift und in der Regel abgerundet dreikantig und bilateral symmetrisch (Fig. 282). Ihre Mündung ist durch einen Deckel verschlossen, wie es bei Schnecken, aber auch bei Röhrenwürmern häufig vorkommt; wegen ihrer manchmal regelmäßigen Quersepten wird aber auch eine Verwandtschaft mit *Cephalopoda* vermutet.



A *B*

Fig. 282. † *Hyolithes tenuistriatus Linars*. Mittelkambrium, Schonen (aus Holm 1893). *A* Schale seitlich, *B* Deckel, Außenseite, $^{1}/_{1}$.

Sicher nicht zu den *Gastropoda* gehören endlich die geraden, im Querschnitt viereckigen, bis über 2 dm langen † *Conulariidae* (Fig. 283), die ganz vereinzelt vom unteren Lias bis zum Karbon, häufig im Devon und besonders im Silur, auch im Oberkambrium, vor allem Europas und Nordamerikas, vorkommen.

Ihre sehr zarte, in der Jugend wohl biegsame Wand enthält phosphorsauren Kalk und kohlige Substanz, bestand also wahrscheinlich aus verkalktem Chitin wie bei den *Crustacea*. Sie ist außen in der Regel fein verziert und auf jeder

Seite mit einer medianen Längsfurche versehen, der innen oft ein Kiel entspricht. An der Mündung endet jede Seite in einem dreieckigen eingebogenen Lappen, so daß jene kreuzförmig ist. Im Gegensatz zu den anderen Formen und zu allen Mollusken waren endlich anscheinend die Tiere in der Jugend gesellig an Fremdkörper durch eigentümliche Haftscheiben angeheftet (Fig. 284). Doch lösten sie sich dann wohl ab und lebten freischwimmend.

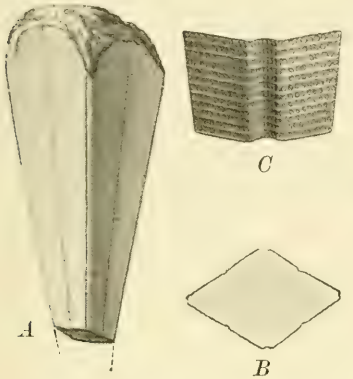


Fig. 283. † *Conularia exquisita Barrande* (1867) (*F.* † *Conulariidae*).
Untersilur, Lodenitz, Böhmen.
Unvollständiger Steinkern $^1/_1$. *A* von der Seite, *B* im Querschnitt, *C* Schalenoberfläche stark vergrößert.

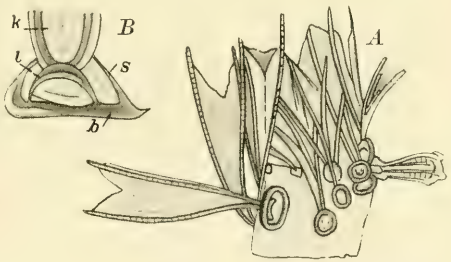


Fig. 284. † *Conularia* (*F.* † *Conulariidae*).
Untersilur (Trentonkalk), Nordamerika.
A Kolonie junger, mit der Saugscheibe festsitzender Gehäuse $^2/_1$ (aus Rüdemann 1897). *B* Befestigungsapparat einer jungen † *Conularia* $^{10}/_1$ (aus Rüdemann 1897). *b* Basalplatte, *i* Glocke, *k* Conularienkörper, *s* äußere abschließende Haut.

2. Ordnung: Pulmonata.

Charakteristisch für die Lungenschnecken ist die Umbildung der Mantelhöhle zu einem Lungensack und die fast stets vorn gelegene Vorkammer des Herzens, sowie Hermaphroditismus. Die Schale hat nie eine komplizierte Außenlippe oder einen Ausguß, ist beinahe immer deckellos, allermeist dünn, bei einigen Formen linksgewunden und bei vielen Landbewohnern rückgebildet. Die sehr formenreiche Ordnung, welche sich bis in das Oberkarbon zurückverfolgen läßt, zerfällt nach der Lage der Augen in zwei Unterordnungen.

Die Familien der ersten **Unterordnung**, ***Basommatophora***, welche stets beschalte Bewohner von Süß- und seichtem, wärmerem Salzwasser umfassen, deren Augen an der Basis der Fühler liegen, lassen sich nur bis in den Jura oder die Kreide zurückverfolgen. In ihrer Zugehörigkeit fragliche Formen finden sich aber schon weit früher, so die den Siphonariiden ähnliche † *Hercynella* in der Kalkfazies des europäischen Unterdevons und die den *Planorbis* ähnliche winzige, oft auf Farnblättern aufsitzende † *Palaeorbis* in den Steinkohlenschichten Europas und Nordamerikas.

Bemerkenswert sind unter den Bewohnern marinen Seichtwassers die dickschaligen *Auriculidae* wegen der Ähnlichkeit ihrer Gehäuse mit denen der opisthobranchen *Actaeonidae* und die *Siphonariidae* (Fig. 9, S. 11) wegen der mit den prosobranchen *Patellidae*.

Fig. 285.
Planorbis † *multiformis Bronn* (*U. O. Basommatophora, F. Limnaeidae*).
Jungtertiär (Miocäner Süßwasserkalk), Steinheim, Württemberg (aus Hilgendorf 1866). Verschiedene Varietäten $^1/_1$, $^5/_1$. *a Var. trochiformis*, *b* Durchschnitt derselben Varietät, *n* Nabel, *c Var. elegans*, *d Var. discoideus*.

Häufiger fossil, wenn auch nur in tertiären Süßwasserschichten, sind die hohen bis ganz niederen Spiralschalen der *Limnaeidae*, die universell im Süßwasser verbreitet sind und bis zum obersten Jura zurückgehen. Darunter ist *Planorbis multiformis* (Fig. 285) aus dem jungtertiären Süßwasserkalk von Steinheim in Württemberg berühmt geworden, weil von ihr eine erstaunliche Variabilität festgestellt wurde, die neuerdings auf den Einfluß warmer Quellen zurückgeführt wird, zuerst aber zur Aufstellung von Stammbäumen im Sinne Darwins veranlaßte.

Die zweite **Unterordnung *Stylommatophora***, deren Augen stets am Ende der Fühler liegen, umfaßt die große Menge der Landschnecken, denn nur einige lungenatmende *Prosobranchia* bewohnen auch das Land und Süßwasser. Während die nackten oder nur mit rudimentären Schalen versehenen nicht oder nur in känozoischen Schichten sich fossil finden, sind die sehr mannigfaltigen, aber stets konisch spiralen und nie stark skulptierten Schalen der *Helicidae* und Verwandten, besonders die Gattungen *Helix* (Fig. 286) und *Bulimus*, die jetzt in ungeheurer Formenmenge alle Ländern bevölkern, zwar auch nur in Land- und eingeschwemmt in Süßwasserablagerungen des Känozoikums häufig, lassen sich aber in seltenen Resten bis in das untere Perm Frankreichs und das Oberkarbon Nordamerikas zurückverfolgen. Dort ist unter anderen in Neuschottland in der verkohlten Rinde von † *Sigillaria*, einer baumförmigen Verwandten der jetzigen Bärlappgewächse *(Lycopodiaceen)*, eine Form (Fig. 287) gefunden worden, deren Schale und Lebensweise der vielfach an Baumrinden lebenden *Pupa* gleicht. Erwähnenswert

Fig. 287.
Pupa (*Dendropupa*) † *vetusta Dawson* (1880) (*U. O. Stylommatophora, F. Bulimidae*).
Oberkarbon, Neuschottland (rekonstruiert aus zwei Abbildungen Dawsons). $^3/_1$.

Fig. 286.
Helix (*Pentataenia*) † *reinensis Penecke* (1891) (*U. O. Stylommatophora, F. Helicidae*).
Jungtertiär (Untermiocän), Steiermark. Mit umgeschlagenem Mundrand $^1/_1$.

ist endlich auch, daß die manchmal relativ sehr großen Eier der Landschnecken zuweilen mit einer Kalkschale versehen, also fossil erhaltungsfähig sind.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Schnecken.

Die Schnecken spielen jetzt eine sehr große Rolle in fast allen Lebensbezirken, und abgesehen von zahlreichen, fast oder ganz schalenlosen *Heteropoda*, *Opisthobranchia* und *Pulmonata* bieten sie gute Bedingungen für die fossile Erhaltung ihrer Gehäuse. Besonders gilt das natürlich von den marinen Bodenbewohnern, die jetzt wie im Tertiär einen Hauptbestandteil der marinen Tierwelt bilden, nur werden selbst kalkige Deckel allzu selten zusammen mit den zugehörigen Schalen gefunden. Auch die zarten Schalen planktonischer *Opisthobranchia* erhalten sich in manchen Ablagerungen tieferen Wassers so häufig, daß man sie als Pteropodenschlicke bezeichnet, und wenigstens im Jungtertiär Europas wie auf den Salomonsinseln bei Neuguinea hat man solche Schichten manchmal gefunden.

Im ganzen Känozoikum sind aber auch die Land- und Süßwasserschnecken sehr häufig und wichtig, erstere erweisen sich fossil genau wie jetzt zur Aufstellung tiergeographischer Provinzen geeignet, während letztere wie in der Gegenwart sich viel einheitlicher verbreitet zeigen. Beide sind hier zur Altersbestimmung der Schichten von großer Bedeutung, werden aber schon in der Kreide und noch mehr früher zu selten gefunden. Man kann das nicht nur mit dem Zurücktreten von Land- und Süßwasserablagerungen in älteren Formationen erklären, denn selbst wo diese reichlich erhalten sind wie im Karbon, fand man auffälligerweise zwar viele Süßwassermuscheln, aber nur sehr dürftige Schneckenschalen.

Die marinen Schnecken dienen aber auch in älteren Schichten zur Alters- und Faziesbestimmung, obschon sie dort an Menge und Bedeutung gegen andere Formen, vor allem gegen die *Cephalopoda*, zurücktreten. Da die Schneckenarten im allgemeinen nicht sehr langlebig sind, so findet man z. B. schon im älteren Jungtertiär nur mehr wenige lebende, und einst, wie jetzt, scheinen sie in der Regel nicht sehr weit verbreitet gewesen zu sein.

Im Känozoikum läßt sich so im Gebiet des jetzigen nordatlantischen Ozeans und Mittelmeeres eine ziemlich einheitliche marine Schneckenfauna fossil nachweisen, die im Mittel- und Alttertiär einen subtropischen bis tropischen Charakter trägt und sich deutlich von den gleichalterigen Schneckenfaunen unterscheidet, die, am pazifischen und indischen Ozean gefunden, sich an die jetzt dort lebenden anschließen.

Überall aber herrschen im känozoischen Meer wie heute siphonostome *Ctenobranchia*, wenn auch manche holostome *Aspidobranchia* wie *Trochidae* und *Turbinidae* keineswegs selten sind. Auch im Süßwasser sind die ctenobranchen *Paludinidae* und *Melaniidae* am wichtigsten, am Lande jedoch *Pulmonata*, die *Helicidae* und nächste Verwandte.

Im Mesozoikum, wo tiergeographische Provinzen noch kaum festgestellt sind, treten die mit deutlichem Sipho versehenen Schalen allmählich mehr zurück. Als charakteristische häufige Formen sind in der Rifffazies der Kreide (†*Rudisten*-Riffe) gewisse *Actaeonidae*, also *Opisthobranchia*, des Jura aber die eigentümlichen †*Nerineidae* hervorzuheben, also sehr dickschalige Schnecken mit Spindelfalten; außerdem in beiden Formationen die *Aporrhaidae* (Fig. 288), im Jura auch die *Pleurotomarien*, sowie †*Amberleya* (†*Trochonematidae*) und auch schon in der Trias, in welcher die alpine Fazies gegenüber der germanischen sehr individuen- und formenreich ist, die †*Pseudomelaniidae*, *Neritidae*, *Naticidae* und Verwandte.

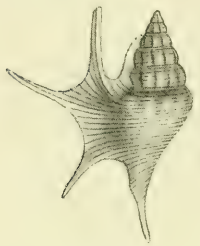


Fig. 288. *Aporrhais* (*Cyphosolenus*)†*Galatea d'Orb.* (*O. Ctenobranchia*, *F. Aporrhaidae*). Mittlerer Malm, Südfrankreich (aus Piette 1891). $^3/_4$.

Das Paläozoikum bietet dagegen ein ziemlich verändertes Bild, auch wenn man von den im Devon und Silur oft so häufigen, aber in ihrer Stellung ganz unsicheren †*Tentaculiten*, †*Hyolithen* und †*Conularien* absieht, von welch letzteren man übrigens ein allmähliches Seltenerwerden und Aussterben bis zum ältesten Jura Europas verfolgen kann.

Siphonostome Schnecken treten hier ganz zurück, obgleich man einige mit kurzem Ausguß bis in das Kambrium verfolgen kann. Neben den *Capulidae* herrschen rhipidiglosse *Aspidobranchia*, besonders *Pleurotomariidae*, †*Murchisoniidae*, †*Bellerophontidae* und †*Euomphalidae*. Aus dem Perm wie vor allem aus dem Kambrium kennt man aber überhaupt noch nicht viele Schnecken.

Die Stammesgeschichte der planktonischen Schnecken (*Heteropoda* und gewisse *Opisthobranchia*) sowie der Land- und Süßwasserschnecken (hauptsächlich *Pulmonata*) ist schon wegen ihrer erwähnten Seltenheit in vortertiären Schichten nicht festzustellen, und bei den marinen Bodenbewohnern erlaubt der Umstand, daß die Schale so wenig Aufschluß über den Bau der wichtigsten Weichteile gibt und offenbar infolge von Konvergenz oft bei gar nicht näher verwandten Schnecken äußerst ähnlich gestaltet ist, keine sicheren Schlüsse.

Es finden sich ja schon im Kambrium mützenförmige Schalen

der *Docoglossa* und *Capulidae*, wie hochspirale †*Murchisoniidae* und *Pleurotomariidae*, nieder spirale †*Euomphalidae* und symmetrisch spirale †*Bellerophontidae*. Da also napfförmige und spirale Schalen zugleich auftreten, — die mützenförmige †*Chuaria* im Präkambrium Nordamerikas ist ein zu unsicheres Fossil — läßt sich auf Grund der Paläozoologie nicht entscheiden, welche primär sind, und es ist wegen des Vorhandenseins so verschiedener Schalenformen in der ältesten fossilführenden Formation eine längere vorkambrische Entwicklung der *Gastropoda* vorauszusetzen. Auch ist hier hervorzuheben, daß manche altpaläozoische Genera sich ganze Formationen hindurch, ja bis in die Gegenwart in der Schale unverändert erhalten, also sich nicht weiter zu entwickeln scheinen, wie überhaupt die Genera der Schnecken großenteils ziemlich langlebig sind.

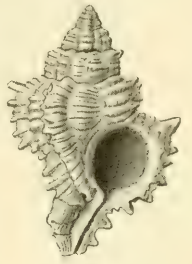


Fig. 289.
Murex † *Sedgwicki Micht.* (*O. Ctenobranchia, F. Muricidae*). Jungtertiär (Miocän), Wiener Becken (aus Hoernes 1856). $^3/_4$.

Immerhin ist es von Bedeutung, daß die ältesten bekannten Schnecken vor allem *Aspidobranchia* sind, die auch heute noch in vielem primitive Merkmale zeigen, und daß Formen mit Schalenschlitz oder Bucht, also mit einem Mantelschlitz, darunter besonders hervortreten. Es wird deshalb vielfach angenommen, daß von solchen die schlitzlosen *Aspidobranchia* und davon wieder die *Ctenobranchia* stammen. Man kann dafür u. a. die auf S. 221 erwähnte Ähnlichkeit der silurischen *Trochidae* und *Littorinidae* sowie den Umstand anführen, daß die große Masse der *Ctenobranchia* erst vom Mesozoikum an auftritt; exakte Beweise hat man jedoch nach Obigem nicht.

Allem Anscheine nach mögen ferner Formen mit wohlausgebildeter Perlmutterschicht älter und primitiver sein als die anderen und ein starker Schalensipho erst eine Neubildung im Mesozoikum. Ob aber die stärker siphoniaten *Ctenobranchia* sich alle von den auf S. 223 erwähnten *Pyramidellidae*-artigen Formen ableiten lassen, ist noch ganz unsicher. Ebenso ist ein Nachweis, daß aus derselben Formengruppe heraus auch die *Actaeonidae* und damit die *Opisthobranchia* sich entwickelt hätten, noch nicht zu erbringen.

Sehr starke Verzierungen finden sich im Paläozoikum nur ausnahmsweise und Komplikationen des Mundrandes kaum und im älteren Mesozoikum auch nur selten. Sie werden erst im Känozoikum auch bei marinen Bodenbewohnern besonders im Warmwasser (Fig. 289) häufig, wo sie ebenso wie die langen Siphonen (Fig. 290) in vielen verschiedenen Familien sich entwickeln.

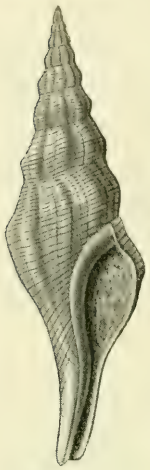


Fig. 290. *Fusus † devexus Fuchs* (1870) (*O. Ctenobranchia, F. Fusidae*). Alttertiär (Oligocän), Oberitalien. $^3/_4$.

Daß weiterhin die †*Bellerophontidae* die Ahnen der *Heteropoda* wären, ist nach dem auf S. 224 Gesagten nicht sehr wahrscheinlich. Endlich macht die in der Ontogenie oft gefundene Schalenreduktion bei den mit rudimentären Gehäusen versehenen oder nackten Schnecken deren Abstammung von gutbeschalten zwar wahrscheinlich, paläontologisch ist sie aber noch völlig unerwiesen.

Herrscht so im großen keine Sicherheit, so ist es doch schon gelungen, vielfach kleine Entwicklungsreihen, z. B. in Details der Skulptur, zu verfolgen. Aber es ist auch dabei noch kaum geglückt, die Abstammung neuer Genera ganz einwandfrei nachzuweisen, denn selbst bei dem auf S. 223 erwähnten *Paludina*-Stamm ist das Endglied, die stark längsgerippte Gattung *Tulotoma* (Fig. 28, S. 26), schon aus Süßwasserschichten der obersten Kreide bekannt. Man müßte also hier eine iterative Formbildung wie bei der Muschelgattung *Vola* (siehe S. 213) annehmen, hat dafür jedoch nicht genügende Anhaltspunkte.

5. Klasse: Cephalopoda, Kopffüßler.

Die zweiseitig symmetrischen Kopffüßler sind die höchststehenden Weichtiere, und es gehören zu ihnen die größten Wirbellosen. Die stets marinen Raubtiere haben an dem deutlich abgesetzten Kopfe rings um den Mund, der mit einem hornigen, manchmal z. T. verkalkten Ober- und Unterkiefer bewaffnet ist (Fig. 291), einen Kranz von Tentakeln, die zum Kriechen und zum Einfangen der Beute dienen. Einer davon funktioniert aber auch als männliches Begattungsorgan, denn die Tiere, welche eine direkte Entwicklung haben, sind stets getrennt-geschlechtlich.

Fig. 291. †*Hadrocheilus Teschenensis Till* (1906). Untere Kreide (Neokom), Schlesien. Verkalkter Teil des Oberkiefers eines (?) dibranchiaten *Cephalopoden*. $^1/_1$.

Über dem Kopf liegt der einfache Eingeweidesack, der vom Mantel ganz umhüllt wird, und hinten an ihm, bei der gewöhnlichen Stellung der Tiere aber ventral, die Mantelhöhle, in der neben den Mündungen verschiedener Eingeweide ein oder zwei Paar Kiemen sich befinden und deren Eingang ventral hinter dem Kopf von dem zu einem Trichter umgebildeten Fuß eingenommen wird. Durch dessen Kontraktionen wird das in die Mantelhöhle aufgenommene Wasser ruckweise ausgestoßen und so ein Rückwärtsschwimmen ermöglicht.

Vielfach scheidet der Mantel eine äußere gekammerte Aragonit(kohlensaurer Kalk)-Schale aus oder umschließt eine kalkige oder hornige Schale, die bis zum völligen Schwund rückgebildet sein kann (Fig. 292 und 321, S. 250).

Nach der Kiemenzahl unterscheidet man die Unterklassen *Tetra-* und *Dibranchiata* und kann nach der Beschaffenheit der Schale annehmen, daß die fossilen Formen mit äußerem gekammertem Kalkgehäuse zur ersteren gehören, während fast alle *Dibranchiata* nur eine oft mehr oder minder schwache oder rückgebildete innere Schale besitzen.

1. Unterklasse: Tetrabranchiata.

Von den Formen, die den vorderen Teil (Wohnkammer) einer äußerlichen Kalkschale bewohnen, die nie dickwandig und in ihrer Grundform eine langsam weiter werdende, regelmäßig gekammerte Röhre ist, lebt nur die Gattung *Nautilus* (Fig. 292) als Vertreter der einen oder zwei Ordnungen der Unterklasse.

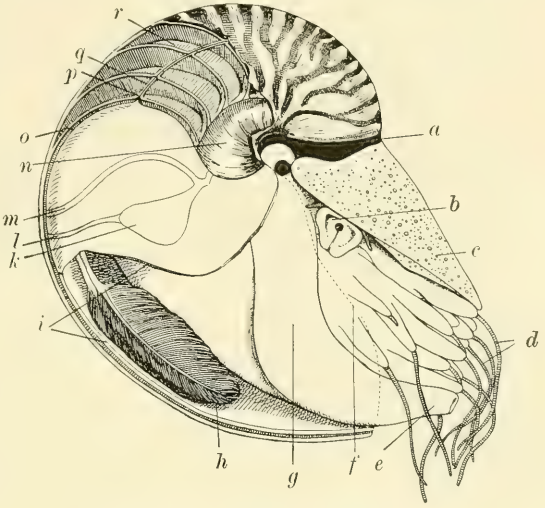


Fig. 292. *Nautilus pompilius L.*

Rezent, Indischer Ozean. Schematisch, in natürlicher Stellung, $^1/_3$ (vor allem nach Griffin 1898, Vayssière 1896 und Willey 1902).

Schalenwand und Mantel seitlich z. T. entfernt. *a* schwarze Schalenschicht, *b* Auge, *c* Kopfkappe, *d* Tentakeln, *e* Trichter, *f* Schalenmundrand punktiert, *g* Trichterflügel, der bis zum Nabel der Schale reicht, *h* Mantelhöhle mit Kiemen, *i* Schnittrand des Mantels, *k* Haftmuskelende, *l* vorderes Haftband (*annulus*), *m* hinteres Haftband, *n* innere Schalenwindung, *o* letztes Perlmutterseptum, *p* Siphonaldüte, *q* Siphonalhülle, *r* Luftkammer.

1. Ordnung: Nautiloidea.

Nautilus zeigt, daß die mit vier Kiemen versehenen Tiere weniger hoch als die *Dibranchiata* organisiert sind. Sein Bau ist maßgebend für die Beurteilung der wichtigsten Fossilien des Meso- und Paläozoikums und verdient deshalb eine genauere Betrachtung.

Am Kopf befinden sich etwa 90 einfache, mit Scheiden versehene Tentakeln, von welchen zwei dorsale zur Bildung der dreieckigen „Kopfkappe“ verschmolzen sind, die bei Zurückziehung des Weichkörpers den Schaleneingang verschließt. Von den schnabelartigen

Kiefern ist besonders der Medianteil des Oberkiefers († *Rhyncholites s. s.*) verkalkt.

Der Eingeweidesack, der dorsal quer und längs konkav, ventral quer und längs konvex und seitlich wie hinten gewölbt ist, hat hinten oben einen alle Kammern durchziehenden, dünnen, häutigen Fortsatz (Sipho), der Blutgefäße enthält, eine konchin- und kalkhaltige Wand hat und in der ersten Kammer blind geschlossen endet (Fig. 293). Die Bedeutung dieses bei allen *Tetra-* und vielen *Dibranchiata* konstant vorhandenen Siphos ist vor allem infolge mangelnder Kenntnis der Ontogonie noch nicht klargestellt.

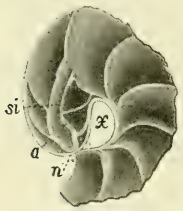


Fig. 293. Innerstes von *Nautilus pompilius L.* Rezent (aus Branco 1880). *a* Anfangskammer der Kalkschale, *si* Sipho, *x* hohler Nabel, *n* Stelle, an welcher die Embryonalblasennarbe liegt. Vergrößert.

Der Körper ist jederseits an der Schalenwand durch einen starken Haftmuskel befestigt, der wie andere Muskeln von einem ventral im Kopf gelegenen H-förmigen Knorpel ausgeht. Die zwei Ansatzstellen sind durch halbringförmige Haftbänder verbunden, die wie sie an der Schaleninnenfläche leichte Eindrücke hinterlassen, von welchen der dorsale und der hintere ventrale an der Grenze der letzten Kammerscheidewand, der vordere ventrale ihr ungefähr parallel etwas davor verläuft. Dadurch ist ein luftdichter Abschluß des Hinterendes der Wohnkammer erzielt. Weiter vorn bildet der Mantel einen Kragen, dessen Dorsallappen nur klein ist, während der ventrale die Kiemenhöhle und das hintere Trichterende umschließt. Während nun die ganze Mantelaußenfläche, wie oft

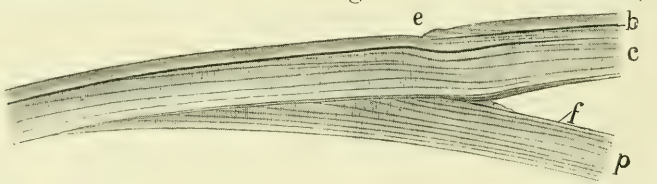


Fig. 294. Querschliff durch eine rezente *Nautilus*-Schale mit Septum, $^{12}/_{1}$ (aus Nathusius-Königsborn 1877).
p Perlmutterschicht des Septums, *f* organische Membran, *c* Perlmutterschicht des Gehäuses, *e* Außen- und Porzellanschicht, *b* dunkle Zwischenschicht.

bei Muscheln und Schnecken, eine aus feinen parallelen Blättern bestehende, dicke Perlmutterschicht ausscheidet, bildet der dorsale Lappen an der Schalenmündung eine schwarze, dünne Konchindeckschicht und der übrige Mantelrand eine die Schale nur außen umkleidende, dünne, kalkige Porzellanschicht (Fig. 294).

Gemäß der Krümmung des Weichkörpers ist die Schale völlig zweiseitig symmetrisch spiral, und zwar so stark eingerollt, daß die

inneren Umgänge ganz umhüllt (involute Schale) oder nur an der durchbohrten Mitte der Spirale am sogenannten Nabel noch etwas sichtbar sind (engnabelige Schale, Fig. 295). Das Tier liegt dabei so, daß seine Dorsalseite dem früheren Umgang aufruht, die ventrale außen ist (exogastrisch).

Es schied zuerst wohl nur eine napfförmige Schale aus, an deren Rückwand sich eine Narbe befindet, die teils als Ansatzstelle einer unbekannten häutigen Embryonalblase, teils als Spur einer Verwachsung aus zwei Hälften gedeutet wird (Fig. 293*n*, S. 234). Beim Wachsen und langsamen Vorrücken wird nun periodisch an seiner durch die Haftbänder abgegrenzten Hinterfläche ein nach vorn konkaves Perlmutterseptum (Scheidewand) gebildet, dessen Ansatzlinie an der Schalenwand etwas geschwungen ist. Ihre Vorbiegungen werden Sättel, die Rückbiegungen Loben genannt, wonach die Linie, welche nur bei Wegbrechen der Schalenwand oder an Steinkernen fossiler Formen sichtbar wird, Loben- oder Suturlinie heißt (Fig. 295). In der Mitte jedes Septums bleibt übrigens ein Loch für den Siphodurchtritt mit nach hinten gerichtetem Kragen, der Siphonaldüte, die sich bis zum nächstfrüheren Septum als wenig verkalkte Siphonalhülle fortsetzt.

Fig. 295.
Nautilus † *inornatus d'Orbigny* (1842/49) (*O. Nautiloidea, F. Nautilidae*).
Lias, Frankreich.
Engnabelige Form mit teilweise weggebrochener Schale, wodurch auf dem Steinkern der Verlauf der Lobenlinien sichtbar wird. $^1/_2$.

So entsteht allmählich eine bei ein und derselben Art in gleichem Lebensalter ziemlich konstante Zahl regelmäßiger Luftkammern, während der Weichkörper in die Wohnkammer vorgerückt ist, welche etwa die Hälfte des letzten Umganges einnimmt. Der Gesamtdurchmesser der ausgewachsenen Schalen geschlechtsreifer Tiere übersteigt kaum 2 dm. Unter Höhe eines Umganges versteht man die Vertikale von dessen Dorsalseite auf die Ventralseite, unter Breite oder Dicke die quere Senkrechte dazu, das Verhältnis beider Maße ändert sich während des Wachstums etwas, auch ist das Männchen besonders außen etwas breiter als das Weibchen. Die Länge der Wohnkammer mißt man endlich an ihrer der Schalenspirale parallelen Mittellinie. Ihr Mundrand, dem die feinen Anwachslinien der glatten Schale parallel laufen, ist übrigens seitlich nach vorn konvex, außen etwas nach hinten konkav, also hier eingebuchtet.

Die vier *Nautilus*-Arten leben nur in dem Gebiete zwischen der Malakastraße und den Fiji-Inseln gesellig am Boden unter der Litoral-

zone bis zu mehreren 100 m Tiefe, wohl kriechend und schwimmend; selten steigen sie zur Oberfläche auf. Die Luft der Kammern trägt so ziemlich das Gewicht der Schale und des Weichkörpers, und so sinkt das Tier, wenn es sein Volumen verkleinert, und steigt, wenn es seinen Weichkörper ausdehnt.

Fig. 296. † *Pleuronautilus superbus v. Mojsisovics* (1873) (*O. Nautiloidea, F. Nautilidae*).
Mittlere alpine Trias bei Aussee, Salzkammergut.
Mit weit durchbrochenem Nabel $^1/_2$.

Ganz nahe verwandte Arten und Genera der Familie *Nautilidae* finden sich, vertreten durch bis 4 dm große Schalen und meist isolierte † *Rhyncholiten*, weit verbreitet vom Jungtertiär (Miocän) bis in die Trias (Fig. 295, S. 235). Viele triassische und die paläozoischen bis in das Untersilur zurückgehenden sind aber viel weiter genabelt und oft durch Querrippen, Knoten oder Längsstreifen verziert (Fig. 296), auch kennt man von ihnen keine Schnäbel, und viele meso- und paläozoische haben kantige Umgänge und stärker ausgeprägte, aber stets nur ganz wenige und einfache Loben und Sättel. Deren Entwicklung und die des Sipho, nicht so seine in der Medianebene wechselnde Lage, erscheinen nach der Art der Schalenwindung vor allem systematisch wichtig.

Fig. 297. † *Actinoceras giganteum Sow.* (*O. Nautiloidea, F.* † *Orthoceratidae*).
Unterkarbon (Kohlenkalk), England (aus Foord 1898).
Stück eines Steinkerns $^1/_2$, mit Perlschnursipho.

Fig. 298. † *Phragmoceras Broderipi Barrande* (1865) (*O. Nautiloidea, F.* † *Orthoceratidae*).
Obersilur, Böhmen.
Mit teilweise erhaltener Schale $^1/_2$.

An die sehr weitnabeligen paläozoischen *Nautilidae* schließen sich noch stärker abweichende Formengruppen an, bei welchen der Sipho oft weit (Fig. 297 und 328, S. 256) und dann meistens mit verschiedenen Kalkgebilden erfüllt ist, und von welchen manche evolute auch endogastrisch sein sollen. Solche sind die durch eine aufgelöste (evolute) Spirale ausgezeichneten † *Gyroceras* des Karbon, Devon und Silur und verwandte Formen (Fig. 298), die ähnlichen,

aber nicht ganz in einer Ebene gewundenen †*Trochoceras* der letzten zwei Formationen, ferner die silurischen †*Lituites*, deren Schale (Fig. 299) zuerst sehr weitnabelig, dann geradegestreckt ist.

Derartige Formen leiten in ihrer Gestalt zu den nur etwas gebogenen (†*Cyrtoceras*), meist aber ganz geradegestreckten †*Orthoceratidae* und Verwandten über, deren Schalen sehr schlank bis kurz kegelförmig, im Querschnitt kreisförmig bis elliptisch und oft quer- und längsgerippt sind. Sie sind von der Trias bis in das Oberkambrium verbreitet, ja in fraglichen Steinkernen (†*Volborthella*) sogar schon im Unterkambrium des nördlichen Europas und Nordamerikas gefunden und im Karbon und Silur bis über 2 m lang (Fig. 300). Die Suturen sind hier ganz einfach, der zentral bis randständig gelegene Sipho oft sehr weit und kompliziert gebaut (Fig. 297); ja bei dem untersilurischen †*Endoceras*, dessen Siphonaldüten wie manchmal bei *Nautiloidea* sehr lang sind, ist er weiter als die Luftkammern (Fig. 328, S. 256). Bei der weitgefaßten Gattung †*Orthoceras* selbst, die von der alpinen Trias bis in das Oberkambrium nicht selten ist, können übrigens manchmal die hinteren Luftkammern abgestoßen werden, und im Obersilur und Oberdevon fand man auch ihren dünnen Anfang mit blasiger, verkalkter Embryonalkammer.

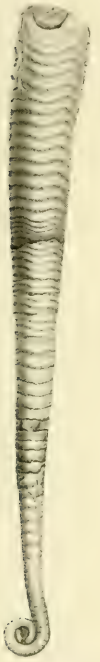


Fig. 299. †*Lituites lituus Montf.* (*O. Nautiloidea, F. Nautilidae*). Obersilurische Diluvialgeschiebe, Ostpreußen (aus Nötling 1882). 1/4.

Fig. 300 †*Orthoceras aptum Hall* (1879) (*O. Nautiloidea, F. † Orthoceratidae*). Mitteldevon, Nordamerika. *a* Schalenreste, *b* Steinkern der Luftkammern, *c* der Wohnkammer, ca. 1/5.

Merkwürdig aberrante Formen sind die silurischen †*Ascoceratidae*, die wie schwachgebogene, mit dünnem Sipho versehene †*Orthoceratidae* beginnen, diesen Teil aber dann abstoßen und engstehende, dorsal weit vorgebogene Septa bilden und so ganz eigentümlich zur langen Wohnkammer gelagerte Luftkammern besitzen (Fig. 301, S. 238).

Höchst beachtenswert ist endlich, daß bei allen Gruppen paläo-

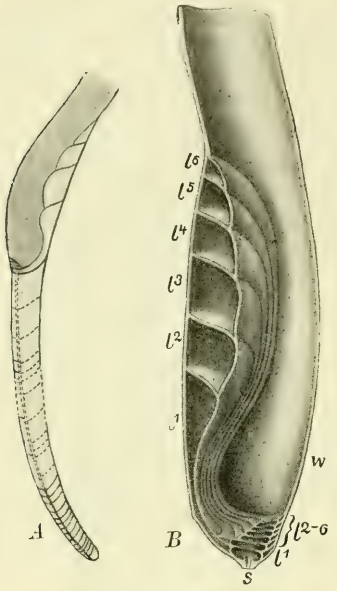


Fig. 301.
A † *Ascoceras decipiens Lindström* (1890) (*O. Nautiloidea, F.* † *Ascoceratidae*).
Obersilur, Gotland.
Längsschnitt durch ein jugendliches Exemplar $^1/_1$.
B † *Ascoceras fistula Lindström* (1890)
Schematischer Längsschnitt. Die Anfangskammern sind abgestoßen und die sekundären Luftkammern *l* 1—6 erhalten, *w* Wohnkammer, *s* Sipho.

Fig. 302. † *Phragmoceras Lovéni Barrande* (1865) (*O. Nautiloidea, F.* † *Orthoceratidae*).
Obersilur, Böhmen.
Mündung $^1/_2$.

zoischer *Nautiloidea*, am häufigsten bei † *Orthoceratidae* und besonders im Silur, gleichzeitig mit Formen, die einen einfachen *Nautilus*-ähnlichen oder wie oft bei † *Orthoceras*, geraden oder schief abgestutzten Mundrand haben, solche mit mannigfach verengter Mündung vorkommen, wobei fast stets eine zweiseitige Symmetrie besonders deutlich hervortritt (Fig. 302 und 298, S. 236).

Es lassen schon die Gestaltungen der Gehäuse, besonders der Wohnkammern, die Abweichungen in den Spuren der Ansätze der Haftmuskeln und Bänder und die Weite und Komplikationen des Sipho auf erhebliche Unterschiede der Weichkörper der karbonischen bis silurischen Formen von dem des rezenten *Nautilus* schließen, und man muß ja z. B. für solche † *Orthoceratidae*, die frühere Kammern abstoßen und hinten Schalenreparaturen ausführen konnten, andere Organe, etwa Arme wie bei *Argonauta* (siehe S. 253!), voraussetzen. Für die Formen mit verengter Mündung aber, durch die sie doch nur einige Organe, etwa wenige Arme und den Trichter, herausstrecken konnten, muß man ein ganz anderes Kopfende und wohl auch eine abweichende Lebensweise annehmen (Fig. 302). Die Vermutung, daß die Verschiedenheit der Mündungen nur auf Geschlechtsunterschieden beruhe, ebenso die, daß die geraden Formen mit der Basis im Schlamme steckten oder festgewachsen waren, hat wenig für sich, denn die Formen mit verengten Mündungen sind zeitlich beschränkt, die sonst gleichgestalteten mit normalen viel langlebiger, und die geraden fand man fast nie aufrecht, sondern fast stets liegend in Meeresablagerungen aller Art.

2. Ordnung: †Ammonoidea, Ammonshörner.

Eine sehr große Anzahl meso- und paläozoischer Formen schließt sich im feineren und allgemeinen Bau der Schalen an die *Nautiloidea* an. Die Anfangskammern, die nie eine Narbe tragen und fast stets spiral sind, der niemals weite oder komplizierte, immer randständige Sipho, der anscheinende Mangel von Kiefern und das häufige Vorhandensein deckelartiger Hartteile beweisen aber deutliche Unterschiede in der Ontogenie und Organisation der Tiere; auch erreichen die systematisch äußerst wichtigen Suturen hier eine viel größere Komplikation, die Skulptierung der meist sehr dünnen Schalen ist sehr häufig reicher und die Differenzierung der Wohnkammer mannigfaltiger.

Das meist nur wenige Zentimeter bis einen Dezimeter große Gehäuse ist auch hier in der Regel weit- oder engnabelig oder involut spiral und abgesehen von ganz wenigen mesozoischen Schneckengewinden völlig zweiseitig symmetrisch. Ebenso gibt es im Mesozoikum einige evolut spirale Schalen und solche, bei welchen nur die ersten Umgänge eng- oder weitnabelig spiral, der übrige Teil aber frei hakenförmig oder geradegestreckt ist. Ganz einfach stabförmige Schalen finden sich dagegen nur ausnahmsweise im Devon und Unterkarbon (*†Bactrites*). Bei einer großen Zahl vor allem engnabeliger Gehäuse nehmen endlich die Umgänge ontogenetisch so an Höhe zu, daß sie zuletzt sehr hoch und seitlich platt werden (Fig. 303).

Fig. 303. † *Phylloceras Nilssoni Hébert* (*O.* † *Ammonoidea*, *F.* † *Phylloceratidae*). Mittlerer alpiner Jura, San Vigilio, Gardasee (aus Vacek 1886). Querschnitt eines jungen enggenabelten Exemplares $^1/_2$, zeigt die aufeinander reitenden und sich später umhüllenden Umgänge, die allmählich immer höher werden.

Nur im Devon und Unterkarbon haben einige Genera ein durchbohrtes Zentrum der Spirale wie *Nautilus* oder eine † *Orthoceras* ähnliche sackförmige Anfangskammer. Sonst ist sie im Gegensatz zu derjenigen der *Nautiloidea* und *Dibranchiata* spiral, queroval und sehr klein und stets ohne Narbe, also wohl die wirkliche Embryonalkammer.

Die vom ersten Septum gebildete Sutur verläuft entweder einfach quer (*asellat*, Fig. 304*A*), oder sie bildet außen eine breite Konvexität nach vorn (*latisellat*, Fig. 304*B*), oder die Konvexität wird durch eine beiderseitige Rückbiegung verschmälert (*angustisellat*, Fig. 304*C*). Wenn auch Übergänge bestehen, sind nach dieser ersten Sutur doch drei Gruppen zu charakterisieren, von welchen die letzte am jüngsten und umfangreichsten ist. Bei weiterem Wachstum der Schale werden die

Suturen allmählich immer komplizierter, und es entstehen stets außer einem unpaaren Extern- und Internlobus, also Rückbiegungen, rechts und links gleichartige Loben und Sättel (Fig. 305); auch wird das Septum im Gegensatz zu dem der *Nautiloidea* und *Dibranchiata* in der Mitte nach vorn konvex (Fig. 306).

A *B* *C*

Fig. 304. Verschiedene Typen von Anfangs- (Embryonal-) Kammern bei † *Ammonoidea*, $^{30}/_{1}$, alle auf das 1. Septum gesehen (aus Branco 1873/80).

A Asellater Typ. † *Goniatites* (*F.* † *Goniatitidae*) aus dem Devon. *B* Latisellater Typ. † *Tropites* (*F.* † *Tropitidae*) aus der alpinen Trias. *C* Angustisellater Typ. † *Lytoceras* (*F.* † *Lytoceratidae*) aus dem Lias.

Nur bei den † *Clymenien* und † *Goniatiten* des Paläozoikums bleiben die Loben und Sättel *Nautilus*-artig einfach, bei allen anderen † *Ammoniten* bilden sich zwar auch zuerst „goniatitische" Suturen (Fig. 312, S. 245), dann aber onto- und phylogenetisch immer stärker gezackte und oft auch immer zahlreichere paarige Loben und Sättel, was schließlich zu deren lappigen bis bäumchenförmigen Verzweigung führt (Fig. 329, S. 257). Eine durch die triassischen † *Ceratiten* repräsentierte Stufe ist dabei die, daß nur die Loben, nicht auch die Sättel, einfach gezähnelt werden (Fig. 332 *A*, S. 259), bei allen anderen mesozoischen † *Ammoniten* werden aber auch die Sättel zerspalten, was bis zu einer derartigen Verästelung wie bei † *Pinacoceras* (Fig. 329 *A*, S. 257) führen kann.

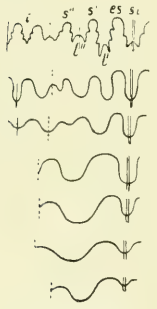


Fig. 305. Suturentwicklung des latisellaten triassischen † *Tropites* (*O.* † *Ammonoidea*, *F.* † *Tropitidae*) (s. Fig. 304 *B*) in verschiedenen Stadien (aus Branco 1873).

l', *l''* erster und zweiter Seitenlobus, *es* Externsattel, *s'*, *s''* erster und zweiter Seitensattel, *i* Internlobus, *si* Sipho.

Die Bedeutung einer durch solche komplizierte Biegungen verlängerten Ansatzlinie der Septen liegt wohl in einer Verfestigung der meist sehr dünnen Schalenwand. Der Sipho, welcher im Gegensatz zu dem der *Nautiloidea* als geschlossene Blase dicht vor dem ersten Septum beginnt, liegt zwar zuerst oft etwas wechselnd, dann aber nur bei den oberdevonischen † *Clymenien* intern (Fig. 311 *B*, S. 244), sonst stets ganz extern (Fig. 306 *si*). Nur

Fig. 306. † *Macrocephalites* (*O.* † *Ammonoidea*, *F.* † *Stephanoceratidae*). Oberer Dogger, Württemberg (aus Quenstedt 1886/87). Steinkern $^{1}/_{2}$, von vorn auf ein Septum gesehen. Die Sättel treten vor, die Loben zurück, die Mitte ist nach vorn konvex, *si* Sipho.

bei den geologisch ältesten †*Ammonoidea* sind die Siphonaldüten wie bei den *Nautiloidea* nach hinten gerichtet, sonst schieben sie sich onto- und phylogenetisch nach vorn (Fig. 307), so daß sie bei fast allen †*Ammoniten* als kleine Vorstülpungen des Randes der Septallöcher vorhanden sind.

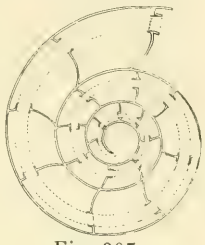


Fig. 307. Schematischer Längsschnitt eines altmesozoischen †*Ammoniten* (aus Branco 1880). Der anfänglich intern, allmählich extern liegende Sipho punktiert in die Originalfigur eingezeichnet.

Die Wohnkammer nimmt zwar meistens wie bei den *Nautilidae* die Hälfte eines Umganges ein, wird aber manchmal sehr lang, so daß sie bei gewissen triassischen bis devonischen Genera bis $1^1/_2$ Umgänge umfaßt (Fig. 22, S. 24). Bei ausgewachsenen Tieren ist sie übrigens relativ länger als bei jungen und bei hochmündigen nie sehr lang. Der Weichkörper war in ihr ähnlich wie bei *Nautilus* befestigt, denn manchmal kann man Ansätze der Haftbänder und der zwei meist ganz nahe der Internseite liegenden Haftmuskeln nachweisen (Fig. 308), deren Form und Lage aber bei verschiedenen Gattungen deutliche Unterschiede zeigt.

Von besonderem Interesse ist, daß bei den verschiedensten mesozoischen Gruppen zuweilen neben normalen Formen solche auftreten, die in ausgewachsenem Zustande eine „anormale", d. h. nicht durch gewöhnliches Weiterwachsen der Schale gebildete Wohnkammer besitzen, sondern eine verengte, geknickte oder abgebogene (Fig. 333, S. 260). Da man öfters an einem Fundorte sehr verschieden große Individuen derselben Art mit normaler und ganz ähnliche mit anormaler Wohnkammer findet, Schalenresorption bei den †*Ammonoidea* offenbar nicht vorkommt und Geschlechtsunterschiede anscheinend hierin sich nicht ausprägen, ist die Bedeutung der Erscheinung noch ganz unklar.

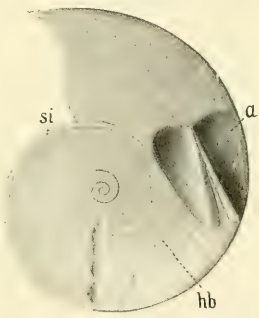


Fig. 308. †*Oppelia steraspis Oppel* (1862) (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Oppeliidae*). Oberster Jura (lithographischer Schiefer), Franken. Abdruck $^1/_2$. *hb* Haftbandlinie bis fast zur Mündung reichend, *a* Aptychus von innen, *si* Sipho.

Der Mundrand der Schale zeigt eine größere und andere Formenmannigfaltigkeit als bei den *Nautiloidea*. Besonders bei den †*Clymenien* und †*Goniatiten* ist er allerdings nur wellig gebogen wie bei *Nautilus* (Fig. 295, S. 235 u. 311 *A*, S. 244), bei vielen erwachsenen †*Ammoniten* der Kreide und des Jura ist er aber mit seitlichen Vorsprüngen, Ohren, versehen (Fig. 319, S. 248), bei anderen mesozoischen

ringsum verengt, und bei sehr vielen springt er außen oft stark vor (Fig. 317 A, S. 247, u. Fig. 13, S. 16), weshalb hier im Gegensatz zu den *Nautiloidea* und wohl auch den paläozoischen † *Ammonoidea* ein extern liegender Trichter kaum angenommen werden kann. Es bestehen nun zwar bessere Anhaltspunkte als bei den *Nautiloidea*, in solchen Komplikationen des Mundrandes nur Geschlechtsunterschiede zu sehen, weil sonst gleiche Formen mit einfachem Mundrande und von etwas bedeutenderer Größe oft mit jenen zusammen vorkommen. Jedenfalls mußten die Tiere aber von dem rezenten *Nautilus*, bei welchem die Männchen größer sind, stark verschieden sein.

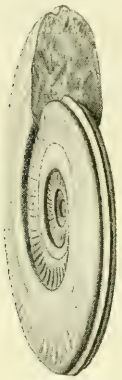


Fig. 309.
† *Harpoceras* (*Hildoceras*) *bifrons Brug.* (*U. O.* † *Ammonitida*, *F.* † *Harpoceratidae*). Oberer Lias, Calvados, Nordfrankreich (aus Bayle 1878). $^1/_2$.

Die Außenseite der Schale ist anfangs anscheinend stets glatt, dann treten aber meistens ontogenetisch (Fig. 315, S. 246) und phylogenetisch besonders im Mesozoikum stärker sich entwickelnde Verzierungen durch einfache oder gespaltene Querrippen, Knoten und Stacheln auf, die bei alten Individuen auf der Wohnkammer wieder verwischt werden können (Fig. 30, S. 27). Längsskulpturen spielen eine sehr geringe Rolle und kommen, abgesehen von externen Kielen nur in der Trias und in älteren Formationen selten vor. Die Externseite ist bald gerundet (Fig. 306, S. 240), bald trägt sie eine Längsrinne (Fig. 320, S. 248), bald einen Kiel (Fig. 13, S. 16), der bisweilen von Furchen begleitet ist (Fig. 309). Manchmal beobachtet man auch auf den Umgängen der Steinkerne in geringeren oder größeren Abständen ringförmige Einschnürungen (Fig. 319, S. 248, u. Fig. 317, S. 247), welche inneren Verdickungen, bzw. ehemaligen etwas verengten Mündungen der Schale, also Zeiten längeren Stillstandes des Wachstums, entsprechen.

Während man endlich nie eine Spur von Kiefern nachweisen konnte, findet man in der Kreide-, Jura- und auch Devonformation häufig Hartteile, die man als Deckel anspricht, da sie nach ihrer Form die Schalenmündung ganz oder teilweise verschließen können und in sehr seltenen Fällen auch in entsprechender Lage vorkommen, meistens allerdings isoliert oder tiefer in der Wohnkammer nahe der Externseite (Fig. 308, S. 241). Sollten sie von einem der Kopfkappe des *Nautilus* homologen Organ ausgeschieden sein, wie man meistens annimmt, so mußte es, nach letzterer Lage zu schließen, ganz anders orientiert gewesen sein, und der Trichter konnte auch danach nicht so liegen wie bei *Nautilus*.

Die vermutlichen Deckel, die schon bei ganz jungen Tieren vorhanden sind, bestehen entweder aus einem unten ausgeschnittenen und oben gerundeten hornigen Stück (†*Anaptychus*) oder aus zwei symmetrischen, mit geradem Innenrande zusammenstoßenden Kalkplatten (†*Aptychus*), deren gewölbte Außenseite glatt oder mit Poren oder Rippen versehen ist, und die aus drei Schichten bestehen (Fig. 310).

All das Erwähnte spricht nicht nur dafür, daß die †*Ammonoidea* in ihrem Bau mehr oder weniger stark von den *Nautiloidea* abweichen, sondern macht natürlich auch eine andere Lebensweise wahrscheinlich. Die große Mannigfaltigkeit der Schalenform zwingt dabei zu der Annahme, daß die †*Ammonoidea* auch unter sich hierin verschieden waren, und in der Tat hat man Anhaltspunkte dafür, daß manche, wie z. B. die †*Ceratiten*, auch wohl Formen mit einer Schneckenspirale und mit gewissen anormalen Wohnkammern oder solche, die nur lokal und von der Gesteinsfazies abhängig gefunden werden, zum vagilen Benthos mäßiger Meerestiefen gehörten, während viele einfach spirale mit unverengter Mündung wohl pelagisch frei herumschwimmen konnten. Denn es läßt sich dafür die weltweite Verbreitung vieler Arten und besonders Genera, das Vorhandensein der Luftkammern und die gewöhnlich sehr geringe Dicke der Schalen als Beweis anführen, welch letztere gegen ein Leben in der Littoralzone spricht. Eine Verbreitung durch pelagische Larven ist ja nicht anzunehmen, da sie den rezenten Cephalopoda fehlen und da bei einem †*Ammoniten* (†*Oppelia*, Fig. 308, S. 241) einmal Brutpflege nachgewiesen wurde. Hierin bestand also eine Ähnlichkeit mit der rezenten *Argonauta* (S. 253).

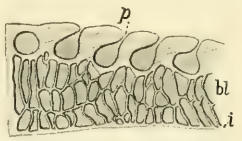
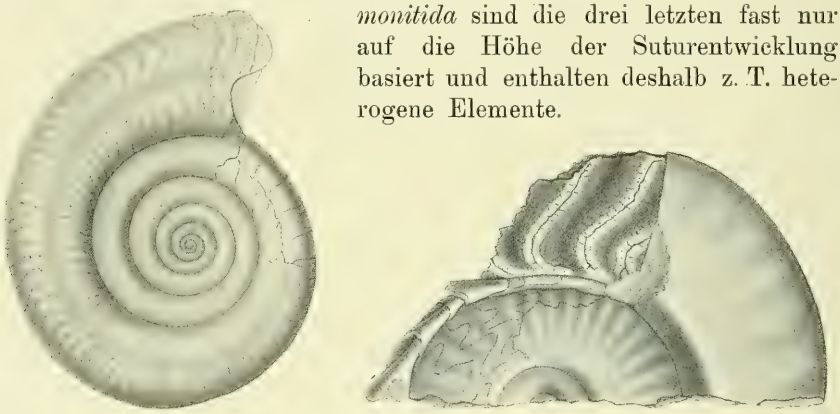


Fig. 310. Querschliff eines † *Aptychus*, etwas vergr. (aus Meneghini 1876).
p Oberflächenporen, *bl* mittlere blasige Schicht, *i* innere kompakte Schicht.

Was die Einteilung der †*Ammonoidea* anlangt, so hat man lange fast nur die sehr weitgefaßten Genera †*Ammonites*, †*Ceratites*, †*Goniatites* und †*Clymenia* vor allem auf Grund der Suturdifferenzen unterschieden und die besonders bei †*Ammonites* außerordentliche Formenmenge in Gruppen mit Adjektivbezeichnung (*Lineati*, *Falciferi* usw.) zerlegt. Seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts hat man aber vorwiegend nach dem Bau und der Ontogenie der Schalen, der Sutur, dem Umgangsquerschnitt und der Verzierung eine immer wachsende Zahl von Genera unterschieden und ist darin wohl oft schon zu weit gegangen.

Man verwertet jetzt zur Zusammenfassung in größere Gruppen vor allem die Form der Anfangskammer und der Suturen, auch der

Siphonaldüten. Hierbei erweisen sich dieselben Merkmale bald konstant, bald systematisch nicht im großen brauchbar; so lassen sich die †*Ammonoidea* des Perm gut nach der Sutur einteilen, bei den devonischen aber würde die einseitige Verwertung des gleichen Merkmales zur Vereinigung heterogener Elemente führen; ebenso zeigt sich die Skulptur in der Trias teilweise verwertbar zur Zusammenfassung großer Gruppen, sonst aber nicht. Auch die Ausbildung der Deckel oder ihr Fehlen und die Länge der Wohnkammer ist oft wichtig, die allgemeine Schalenform aber, speziell die Art der Involution ist nur in der Detailsystematik brauchbar. Die auch fast nur dafür bedeutungsvollen Mundränder und Wohnkammerformen endlich lassen sich leider nur zu selten studieren, da diese zerbrechlichsten Teile der Schale gewöhnlich nicht erhalten sind. Von den hier angenommenen vier Unterordnungen, *Intrasiphonata, Goniatitida, Proammonitida* und *Ammonitida* sind die drei letzten fast nur auf die Höhe der Suturentwicklung basiert und enthalten deshalb z. T. heterogene Elemente.



A *B*

Fig. 311.

A † *Clymenia* (*Oxyclymenia*) *undulata Münst.* (*U. O.* † *Intrasiphonata, F.* † *Clymeniidae*).
Oberdevon, Fichtelgebirge (aus Gümbel 1863).
Schale z. T. entfernt, um die einfache Sutur zu zeigen $^1/_2$.

B Steinkernfragment einer † *Clymenia* (*Gonioclymenia*) *speciosa Münst.*
Oberdevon, Fichtelgebirge (aus Gümbel 1863).
Mit intern gelegenem Sipho und ineinandersteckenden Siphonaldüten $^1/_2$.

Zu der **Unterordnung †*Intrasiphonata*** gehören nur die Angehörigen einer im Oberdevon der Nordhemisphäre verbreiteten Familie †*Clymeniidae*, die sich vor allen †*Ammonoidea* durch einen intern liegenden Sipho mit rückwärts gerichteten und manchmal langen Düten auszeichnen (Fig. 311). Sie sind alle sehr weitnabelig spiral und meistens glatt und haben eine unter einem Umgang lange Wohnkammer mit einfacher Mündung, eine aus wenigen nicht gezackten Loben und Sätteln bestehende Sutur und eine asellate Anfangskammer.

Die formreichere **Unterordnung** † ***Goniatitida*** ist ziemlich universell und vom obersten Silur bis in das oberste Perm nachgewiesen. Bis auf den stabförmigen † *Bactrites*, der vom Mitteldevon bis Unterkarbon sich findet, sind alle einfach spiral involut bis weitnabelig, glatt oder etwas verziert. Die Anfangskammer ist nur bei jenem und wenigen anderen Devonformen sackförmig, sonst spiral asellat (Fig. 304 *A*, S. 240), die weiteren Suturen sind mit einfachen, manchmal zahlreichen Loben und Sätteln versehen und die kurzen Siphonaldüten in der Regel nach hinten gerichtet (Fig. 312). Ihre Wohnkammer ist $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Umgänge lang und hat einen meist einfachen, extern konkaven Rand. Bei einigen Devonformen sind endlich auch Deckel nachgewiesen, die, isoliert gefunden, z. T. für Krebsreste gelten (S. 286).

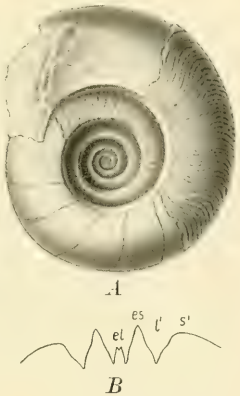


Fig. 312.
A † *Goniatites* (*Anarcestes*) *plebejus Barrande* (1865) (*U. O.* † *Goniatitida*, *F.* † *Goniatitidae*).
Mitteldevon, Böhmen.
Mit teilweise erhaltener Schale $^1/_1$.
B † *Goniatites spec. indet.*
Unterkarbon(Kohlenkalk), Belgien (aus de Koninck 1880).
Suturlinie $^2/_3$. *el* Externlobus, *es* Externsattel, *l'* erster Lateallobus, *s'* Lateralsattel.

Die **Unterordnung** † ***Proammonitida*** umfaßt vor allem drei permotriassische Familien mit latisellater, sehr selten angustisellater Anfangskammer, mit meist nach vorn gerichteten Siphonaldüten und mit ziemlich einfacher Sutur. Davon sind die hauptsächlich permischen † *Medlicottiidae* engnabelig und hochmündig und nicht oder wenig verziert und haben zahlreiche, ziemlich einfache Loben und Sättel (Fig. 313), während die gleichalterigen † *Cyclolobidae* sich von ihnen vor allem durch meist involute oder engnabelige Schalen mit langer Wohnkammer und öfters auch ein wenig eingeschnürtem Mundrand, sowie durch vorn gerundete Sättel

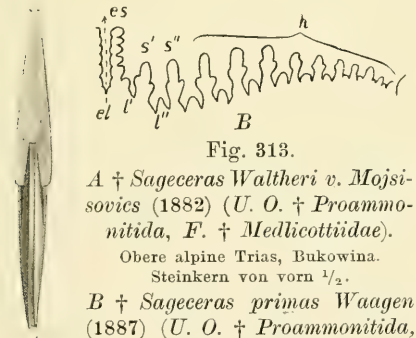


Fig. 313.
A † *Sageceras Waltheri v. Mojsisovics* (1882) (*U. O.* † *Proammonitida*, *F.* † *Medlicottiidae*).
Obere alpine Trias, Bukowina.
Steinkern von vorn $^1/_2$.
B † *Sageceras primas Waagen* (1887) (*U. O.* † *Proammonitida*, *F.* † *Medlicottiidae*).
Perm (Productuskalk), Saltrange, Indien.
Sutur $^1/_1$. *el*, *es* Externlobus und -sattel, *l'*, *l''* erster und zweiter Lateallobus, *s'*, *s''* erster und zweiter Lateralsattel, *h* Hilfsloben und -sättel.

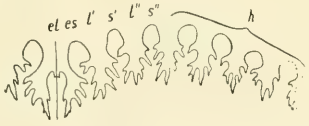


Fig. 314. † *Waagenoceras Nikitini Gemmellaro* (1888) (*U. O.* † *Proammonitida*, *F.* † *Cyclolobidae*).
Karbonischer Fusulinenkalk, Palermo.
Sutur $^1/_2$. Buchstaben wie in Fig. 313 *B*, *el* Externlobus mit sekundärem Sattel.

unterscheiden (Fig. 314). Die hauptsächlich triassischen † *Ceratitidae* hingegen mit ceratitischer Lobenlinie (s. S. 240) sind oft weitnabeliger (Fig. 332*A*, S. 259), ja einige Nebenformen zeigen den letzten Umgang losgelöst († *Choristoceras*, Fig. 5, S. 7) oder den größten Teil stabförmig († *Rhabdoceras*) oder eine Schneckenspirale († *Cochloceras*). Alle sind deutlich quer skulptiert und ihre Wohnkammer ist kurz und einfach.

Die nur mesozoische **Unterordnung** † ***Ammonitida*** enthält Formen mit etwas bis stark zerschlitzten und differenzierten Loben und Sätteln (ammonitische Sutur) und nach vorn gerichteten Siphonaldüten und umfaßt nur in der Trias wenige Familien mit latisellater Anfangskammer oder über einen Umgang langer Wohnkammer, sonst ausschließlich angustisellate mit kurzer bis mittellanger Wohnkammer und mit meist vorspringendem Externteil des Mundrandes; auch haben viele Jura- und Kreideformen Deckel.

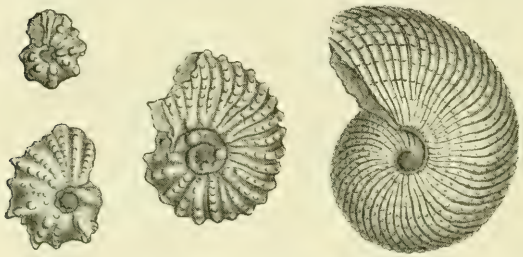


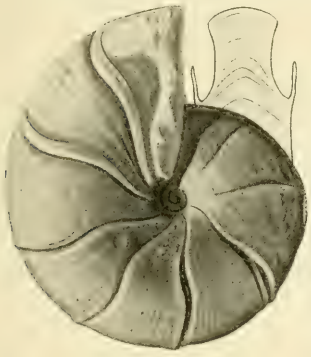
Fig. 315. † *Trachyceras aon Münst.* (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Tropitidae*).
Mittlere alpine Trias (Raibler Schichten), Südtirol (aus Mojsisovics 1882).
Zeigt die ontogenetische Skulptur-Entwicklung in verschiedenen Wachstumsstadien der Schale $^1/_1$.

Fig. 316. † *Arcestes inflatogaleatus v. Mojsisovics* (1875) (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Arcestidae*).
Obere alpine Trias (Hallstädter Kalk), Sandling bei Aussee, Salzkammergut.
Schale von vorn $^1/_3$.

Bei der großen Mannigfaltigkeit sind hier nur einige Familien hervorzuheben. Latisellate Familien der Trias mit mehr oder weniger zerschlitzter, aber ziemlich gleichförmiger Sutur sind die reich verzierten † *Trachyceraten* (Fig. 315) und Verwandte, und all die wenig oder nicht skulptierten, gewöhnlich engnabeligen bis involuten † *Ptychitidae* mit kurzer und † *Arcestidae* mit sehr langer Wohnkammer (Fig. 316 und Fig. 22, S. 24), während die sehr hochmündigen und oft sehr stattlichen † *Pinacoceratidae* mit äußerst fein verästelter Sutur angustisellat sind (Fig. 329*A*, S. 257).

Angustisellat, nie stark verziert und stets mit nur mittellanger Wohnkammer versehen sind auch die † *Phylloceratidae*, deren Sutur durch lappige Enden der Sättel ausgezeichnet ist (Fig. 317). Ihre

ältesten Vertreter in der oberen alpinen Trias sind weitnabeliger als die Jura- und Kreideformen. Die ebenfalls langlebigen, aber auf Jura und Kreide beschränkten † *Lytoceratidae* unterscheiden sich von ihnen



A

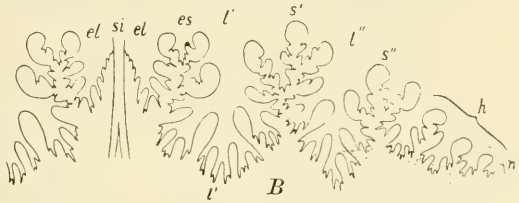


Fig. 317.

A † *Phylloceras mediterraneum Neum.* (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Phylloceratidae*).
Mittlerer Jura (Dogger), Chaudon, Basses Alpes (aus Haug 1890). Steinkern seitlich $^1/_2$, mit queren Einschnürungen, daneben Mundrand von außen.

B † *Rhacophyllites debilis Hauer* (*F.* † *Phylloceratidae*).
Obere alpine Trias bei Hallstadt (aus Mojsisovics 1902).

Sutur $^1/_2$. „Lappige" Suturelemente. *si* Sipho, *el* Externlobus mit sekundärem Sattel, *es* Externsattel, *l'*, *l''* erster und zweiter Laterallobus, *s'*, *s''* erster und zweiter Lateralsattel, *h* Hilfssättel und -loben, *n* Nabelrand.

außer in der Sutur vor allem dadurch, daß ihre im Querschnitt rundlichen Umgänge meist quer verziert sind, und daß sie stets weitgenabelt sind (Fig. 318). Sie haben in der Kreide ganz ähnliche Nebenformen wie die † *Ceratitidae* in der Trias, d. h. evolute, fast ganz stabförmige und schneckenförmige (Fig. 331*A*, S. 258), und dazu in den † *Hamites*-artigen solche mit hakenförmig gekrümmtem letzten Umgang.

Die Angehörigen der weiteren jurassischen und kretazischen Familien sind vielfach mit Seitenohren an den oft von Aptychen, seltener von Anaptychen verschließbaren Mündungen versehen. Eine formenreiche Familie des unteren Jura bilden die meist weitnabeligen und mit einfacher Wohnkammer versehenen † *Aegoceratidae*, deren ältester und primitivster Vertreter († *Psiloceras*) meist fast unverziert ist (Fig. 330, S. 258), während die Mehrzahl starke, gerade Querrippen († *Aegoceras*), viele auch noch einen von Furchen begleiteten Externkiel besitzen († *Arietites*).

Fig. 318. † *Lytoceras sutile Oppel* (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Lytoceratidae*).
Oberster Jura (Tithon), Stramberg, Mähren (aus Zittel 1868). $^1/_1$.

Mit sichelförmigen, meist feinen Rippen und einem Externkiel verziert sind die meist hochmündigen *Amaltheidae* (Fig. 13, S. 16) und † *Harpoceratidae* (Fig. 309, S. 242) des unteren und mittleren Jura

sowie die an letztere sich anschließenden † *Oppeliidae*, die vom mittleren Jura bis in die Kreide vorkommen (Fig. 308, S. 241). Sehr häufig im Jura und der unteren Kreide sind die † *Stephanoceratidae*, meist weitnabelige Formen, deren Querrippen oft unter Knotenbildung sich spaltend über die in der Regel gerundete Externseite gehen (Fig. 30, S. 27). Zu ihnen gehören die sehr formenreichen und bis über 1 m großen † *Perisphinctes* (Fig. 319) des oberen Jura und der unteren Kreide, und im mittleren Jura schließen sich an engnabelige Formen (†*Macrocephalites*, Fig. 306, S. 240) solche mit anormaler Wohnkammer (†*Oecoptychius*) an. An diese Familie reihen sich im oberen Jura die †*Aspidoceratidae* an, auf deren späteren Umgängen ein oder zwei Knoten- oder Stachellängsreihen sich einstellen, und ferner die † *Cosmoceratidae*, deren reiche Rippen- und Knotenverzierung am Externteil unterbrochen ist (Fig. 320). Sie dauern formenreich vom mittleren Jura bis in die obere Kreide, und schon in jenem, besonders aber in der unteren Kreide, haben sie Nebenformen mit evoluter Spirale oder abgelöstem letztem Umgange (Fig. 331 *B*, S. 258). Sie, wie die kretazischen † *Desmoceratidae*, zu welchen † *Pachydiscus*, ein in der oberen Kreide Westfalens bis 2 m großer Ammonit, gehört, haben übrigens anscheinend keine Deckel.

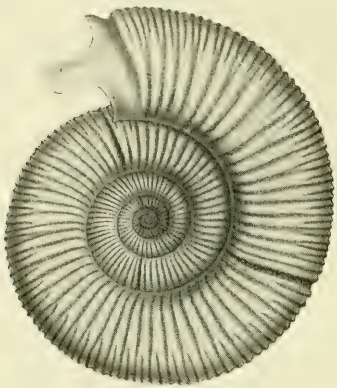
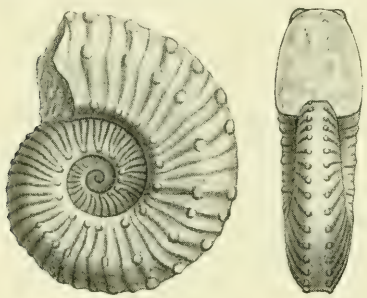


Fig. 319. † *Perisphinctes Achilles d'Orbigny* (1847) (*U. O.* † *Ammonitida*, *F.* † *Stephanoceratidae*).
Mittlerer Malm, Charente inférieur.
Auf der Spirale einige ringförmige Einschnürungen. $^3/_4$.



A *B*

Fig. 320. † *Hoplites hystrix Bean* (*U. O.* † *Ammonitida*, *F.* † *Cosmoceratidae*).
Untere Kreide, Norddeutschland (aus Neumayr-Uhlig 1881).
A von der Seite, *B* von vorne $^2/_3$. Die auf den Seiten und am Externteil zu Knoten anschwellenden Rippen sind auf dem Schalenrücken unterbrochen.

Endlich finden sich in der Kreide die den liassischen † *Amaltheidae* äußerlich recht ähnlichen † *Schloenbachien* und Verwandte sowie, und zwar besonders in der oberen südlichen Kreide, engnabelige, hochmündige und oft flache, meist schwach verzierte Formen, die † *Pulchelliidae* und andere, deren Sutur auffallend wenig zerschlitzt, oft fast ceratitisch ist (Fig. 332 *B*, S. 259).

2. Unterklasse: Dibranchiata.

Die mit nur einem Kiemenpaar versehenen Kopffüßler stehen in vieler Hinsicht höher als *Nautilus*, der allein völlig bekannte Vertreter der *Tetrabranchiata*. So sind ihre 8 oder 10 oft ziemlich langen Arme stets mit Saugnäpfen oder z. T. auch mit Chitinhaken bewaffnet; auch besitzen sie stärker entwickelte Knorpel im Kopf und fast stets einen in die Mantelhöhle mündenden Tintenbeutel, sowie oft horizontale Flossen an dem zylindrischen oder sackförmigen Weichkörper. Die scharfen Kieferschnäbel der rezenten sind zwar nur hornig, es ist aber gar nicht unwahrscheinlich, daß die † *Scaptorhynchus* und † *Rhynchoteuthis* genannten Reste verkalkter Oberkiefer des Tertiärs, des Jura und besonders der Kreide hierher gehören (Fig. 291, S. 232).

Sehr charakteristisch ist, daß nur die Weibchen von *Argonauta* eine sekundäre äußere Schale haben, alle übrigen aber eine im Mantel (bei *Spirula* allerdings nicht völlig) eingeschlossene, also innere Schale entweder aus kohlensaurem Kalk, die dann öfters den Sipho und den hintersten Teil des Eingeweidesackes umschließt, oder nur eine Platte aus Konchinblättern oder eine bis zum völligen Schwund reduzierte.

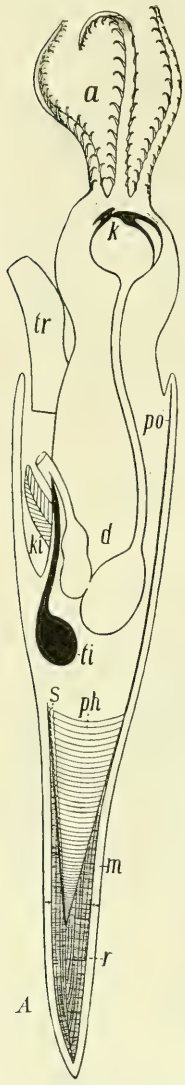
Die Zweikiemer, bei welchen im Gegensatz zu *Nautilus* die Männchen kleiner sind als die Weibchen, sind meist nur einige Zentimeter bis Dezimeter lang, manche rezente und mitteljurassische erreichen aber Längen von mehreren Metern. Sie bewohnen meist gesellig in zahlreichen Formen alle Meere vom Seichtwasser bis zur Tiefsee, teils am Boden, teils als pelagische Schwimmer Vor allem nach der Armzahl und der Schalenausbildung zerfallen sie in die zwei Ordnungen *Endocochlia* und *Octopoda*.

1. Ordnung: Endocochlia.

Die Tiere sind mit 10, bei den mesozoischen † *Belemnoidea* anscheinend nur mit 6, oft hakenbesetzten Armen bewehrt und haben fast sämtlich eine innere, hauptsächlich dorsale Schale, an der sich die zwei Rückziehmuskeln des Trichters anzusetzen pflegen. Sie umfassen die größten Cephalopoden und sind in der Regel mit Flossen versehene gute Schwimmer.

Bei fast allen außer bei *Spirula* ist ein dünnes, längsgestrecktes Rückenschild (Schulp, *Gladius*, *Proostracum*) aus manchmal verkalkten Konchinlamellen vorhanden. Ist die Schale gut entwickelt (Fig. 321), so befindet sich hinten unten an ihm eine sehr dünne Kalkschale (*Phragmoconus*), die ganz wie bei *Nautilus* langsam größer werdende Luftkammern und einen engen Sipho enthält, aber in der kugeligen, deutlich abgeschnürten Anfangskammer und dem als Blase nahe an deren

Ende beginnenden Sipho gewissen devonischen † *Goniatiten* gleicht. Auch liegt der Sipho stets ganz an der Ventralseite des meist geraden, nur bei wenigen känozoischen Formen, wie z. B. *Spirula*, planospiral evoluten, also endogastrischen Phragmokons, und endlich reicht die Kammerung bis nahe an das Ende des Phragmokons, es ist also der Teil, welcher der Wohnkammer des *Nautilus* entspricht, nur sehr kurz. Die uhrglasförmigen Perlmuttersepten haben außer bei den ältesten † *Belemnoidea* rückgerichtete, im Känozoikum manchmal lange Siphonaldüten und sind einfach nach vorn konkav. Bei einigen känozoischen Formen, den *Sepiidae*, sind sie schräg gestellt, und ihr ventraler Teil ist dann rudimentär, der Siphonalraum weit und kurz.



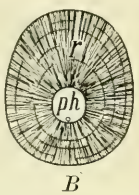


Fig. 321. † *Belemnites spinatus Quenst.* (*O. Endocochlia, Tribus* † *Belemnoidea*). Mittlerer Jura, Süddeutschland. *A* Rekonstruierter Längsschnitt $^1/_1$, Weichteile und Kiefer nach rezenten *Decapoda*, Proostrakum und Arme nach † *Acanthotheutis* des obersten Jura von Solnhofen kombiniert. *a* Hälfte der 6 Arme, die mit einer Reihe großer und einer kleinerer Hornhaken bewaffnet sind, *d* Darmkanal, *k* horniger Ober- und Unterkiefer am dicken Schlundkopf, *ki* rechte Kieme in der Mantelhöhle, *m* Mantel, der den Rumpf, das Proostrakum *po* und das Rostrum *r* umhüllt, in welchem der mit fast 60 sehr niederen Kammern und einem ventralen, perlschnurförmigen Sipho *s* versehene Phragmokon *ph* steckt, *ti* Tintenbeutel, *tr* Trichter. *B* Querschnitt durch das Rostrum an der in Fig. 321 *A* mit Pfeilen bezeichneten Stelle. $^1/_1$. Zeigt die exzentrische ventrale Lage des sehr dünnwandigen konischen Phragmokons *ph* mit ventralem Sipho in dem seitlich etwas platten Rostrum *r*.

Bei der hierher gehörigen *Sepia*, wo die Septen besonders schräg gestellt und nach vorn unten konvex sind und in den Luftkammern vertikale Kalkpfeiler sich finden, sowie bei den † *Belemnoidea* ist endlich hinten ein rückragender, gestreckt konischer Kalkstachel *(Rostrum)* von sehr verschiedener Größe vorhanden. Er ist massiv, nimmt aber bei guter Ausbildung in einer vorderen konischen Aushöhlung, der Alveole, den gekammerten Phragmokon auf (Fig. 321). Er wie der Schulp haben kein Homologon bei den *Tetrabranchiata*.

Die universell, meist aber nur in wärmeren Meeren verbreiteten zahlreichen rezenten Genera lassen sich selten auch fossil nachweisen. So sind die wenigen schalenlosen Gattungen und *Spirula*, die in tieferem Wasser tropischer Meere lebt, fossil ganz unbekannt, und man fand Verwandte der nur mit einem

Rückenschild versehenen guten Schwimmer, die man als Familiengruppe ***Chondrophora*** zusammenfassen kann, nur in der Kreide und in dem Jura, vor allem Europas. Dort sind manchmal nicht nur die breit längsovalen (Fig. 322) bis schmal lanzettförmigen Schulpe, sondern auch die Tintenbeutel und die Körperumrisse erhalten.

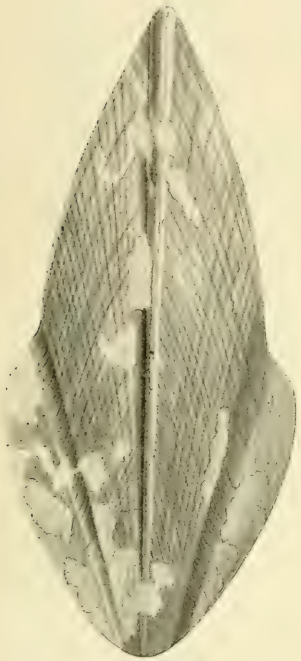


Fig. 322. † *Beloteuthis subcostatus Münst.* (*O. Endocochlia, Tribus Chondrophora*). Oberer Lias, Holzmaden, Württemberg (aus Quenstedt 1849). Schulp, Dorsalseite $^1/_2$.

Dagegen wies man Reste der ***Sepioidea,*** deren Rückenschild durch die sehr schrägen Septen verstärkt erscheint, während das Rostrum sehr klein und der Siphonalraum kurz und weit ist, fast nur im Tertiär Europas nach. Dort geht die dorsoventral platte *Sepia*, jetzt ein Grundbewohner des Seichtwassers wärmerer Meere, bis in den Beginn des Alttertiärs zurück, wo sich ihr dann † *Belosepia* mit etwas stärkerem Rostrum und anscheinend besser entwickelten Luftkammern anschließt (Fig. 323).

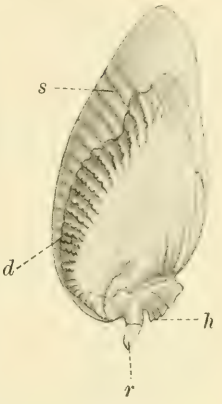


Fig. 323. † *Belosepia tricarinata Watelet* (*O. Endocochlia, Tribus Sepioidea*). Alttertiär (Mitteleocän), Belgien (aus Vincent 1900). Steinkern mit Resten des Schulpes von einem jungen Exemplar. Von der Seite $^1/_1$. *d* Rückenschild mit Höckern verziert, *s* Septen, *r* Rostrum, *h* gezähnelter unterer Hinterrand des Schulpes.

Entfernt verwandt mit ihnen sind die † *Belemnoteuthidae* der Kreide, des Jura und der oberen alpinen Trias von Europa, bei welchen der wohlentwickelte, umgekehrt konische Phragmokon mit einem dünnen, wahrscheinlich dem Rostrum entsprechenden Überzug versehen ist. Noch weiter stehen von ihnen die Angehörigen der Familiengruppe † ***Belemnoidea*** ab, die gewöhnlich nur in ihren wohl ausgebildeten Rostren und Phragmokonen bekannt sind.

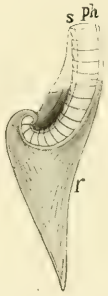


Fig. 324. † *Spirulirostra Bellardii d'Orb.* (1842) (*O. Endocochlia, Tribus † Belemnoidea*). Jungtertiär (Miocän) bei Turin. Teilweise ergänzter Längsschnitt $^1/_1$. *r* Rostrum, *ph* Phragmokon, *s* Sipho.

Nur die jüngste Gattung, † *Spirulirostra*, die sich nur im Miocän und Oligocän Europas findet, hat einen wie

bei *Spirula* gebogener Phragmokon, welcher aber in dem dorsal nach vorn verlängerten, konischen Rostrum steckt (Fig. 324). Sonst ist der Phragmokon stets gerade und umgekehrt spitzkonisch und steckt in der Regel ganz in der einfach konischen Alveole des Rostrums (= Scheide). Vollständigere Reste im oberen und besonders unteren Jura Europas zeigen, daß die Tiere ein sehr zartes Proostrakum, das von der Oberseite des Phragmokons vorragte, besaßen und einen Tintenbeutel, sowie wohl nur 6 Arme hatten, die relativ kurz und mit zwei Reihen von Chitinhaken bewaffnet waren (Fig. 321 *A*, S. 250).

Fig. 325. † *Belemnitella mucronata Schloth.* (*O. Endocochlia, Tribus* † *Belemnoidea*). Obere Kreide (Obersenon), Westfalen (aus Wegner 1905). Rostrum seitlich $^2/_3$. Alveolarende abgebrochen, Spitzchen ergänzt. *d* Dorsalseite mit Gefäßeindrücken, die sich ventralwärts verzweigen. *v* Ventralseite mit Schlitz am Alveolarende.

Da man von den Phragmokonen fast nur in ihrer verschiedenen Länge und Schlankheit und nur manchmal, so besonders bei den obertriassischen Formen, in der dorsal und ventral verschiedenen, allermeist zarten Skulptur ihrer Schalenoberfläche deutliche Unterschiede kennt, werden die viel häufiger gefundenen Rostra fast allein systematisch verwendet (Fig. 325). Sie zeigen schon äußere Unterschiede in der sehr wechselnden Größe und Schlankheit, an ihrem allermeist spitzen Ende, in der öfters vorhandenen seitlichen Abplattung und in dem häufigen Auftreten von Längsfurchen, unter welchen eine mediane ventrale, die vom Vorderrande ausgeht, bei Jura- und Kreide-† *Belemniten* besonders oft vorhanden ist, sowie von Längsrippen bei einigen Formen der oberen alpinen Trias († *Aulacoceratidae*, Fig. 326) und von Seitenflügeln bei einigen alttertiären, endlich in der verschiedenen Tiefe und Größe der Alveole. Außerdem sind sie bei manchen Genera nur aus dütenförmig ineinander steckenden Schichten aufgebaut. Bei den häufigsten, speziell bei den † *Belemnitidae*, die in Kreide und Jura herrschen, in der obersten Trias und im Alttertiär († *Bayanoteuthis*) sich nur ganz vereinzelt finden, zeigen sie aber dazu einen deutlich radiär-faserigen Bau (Fig. 321 *B*, S. 250) infolge der Ausbildung von Kalkprismen mit starker Beimengung organischer Substanz.

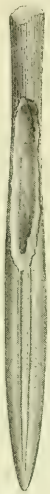


Fig. 326. † *Dictyoconites reticulatus Hauer* (*O. Endocochlia, Tribus* † *Belemnoidea, F.* † *Aulacoceratidae*). Obere alpine Trias, Hallstadt, Salzkammergut (aus Mojsisovics 1902). Rostrum $^2/_3$, seitlich, in der Mitte aufgebrochen.

Daß die Rostren von außen her gebildet und wenigstens manchmal dauernd vom Mantel umhüllt wurden, beweisen die bei gewissen oberkretazischen Formen deutlichen Gefäßeindrücke auf ihrer allermeist glatten Oberfläche (Fig. 325). Bei den ältesten in der alpinen Fazies der mittleren und oberen Trias und des Lias vorkommenden Genera, den † *Aulacoceratidae*, die überdies durch nach vorn gerichtete Siphonaldüten, meist auch durch größere Luftkammern und oft noch durch verhältnismäßig starke Skulptur von den † *Belemniten* abweichen, sind sie zum Teil nicht so dicht gebaut wie sonst (Fig. 326).

Die Bedeutung des trotzdem immer schweren, massiven Organs, dessen Gewicht allerdings wohl so ziemlich durch die Luftkammern des Phragmokons getragen werden konnte, ist nicht sichergestellt; man vermutet meistens, daß es den rückwärts schwimmenden Tieren als Rostrum, d. h. als Wellenbrecher, und zugleich als Schutz des zarten Phragmokons diente.

Fig. 327. *Argonauta* † *Sismondae Bellardi* (1872) (*O. Octopoda*). Jungtertiär (Pliocän), Oberitalien. $^3/_4$.

2. Ordnung: Octopoda.

Die allermeist flossenlosen Formen, welche nur acht, nie mit Haken bewaffnete Arme haben, besitzen von einer inneren Schale höchstens ganz schwache Spuren. So ist es begreiflich, daß man nur ein rezentes Genus im Abdruck aus der obersten Kreide Syriens kennt. Die Weibchen der nackten *Argonauta*, die wärmere Meere bewohnt, bilden aber eine zarte Schale, die aus einer kurzen Planospirale besteht und ähnlich wie manche † *Cosmoceratidae* († *Ammonoidea*) verziert ist, jedoch zwischen zwei Prismenschichten eine faserige Mittelschicht, also eine von der *Tetrabranchiaten*-Schale abweichende Struktur hat. Die Schale kann von dem Tier, das in sie die Eier ablegt, jederzeit verlassen werden und wird sekundär mit Hilfe zweier Arme abgeschieden. Man kennt sie fossil nur aus dem Pliocän Piemonts (Fig. 327).

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Cephalopoda.

In den Meeren der Gegenwart spielen Kopffüßler eine ziemliche Rolle. Da es aber bis auf die Sepien und den nur in beschränkter Verbreitung vorkommenden *Nautilus* fast nur Formen ohne oder bloß mit sehr zarter Schale sind, kann es nicht verwundern, daß man solche nur sehr selten fossil findet. Bemerkenswert ist übrigens, daß die leeren gekammerten Schalen von *Nautilus* und *Spirula* infolge ihres Luftgehaltes zur Oberfläche aufsteigen und von Meeresströmungen weithin ver-

frachtet werden, so daß sie oft an Küsten stranden, die dem Wohngebiet der Tiere fernliegen. Ebenso muß man wohl für die gekammerten Schalen der *Nautiloidea* und † *Ammonoidea*, eventuell auch für solche Phragmokone von † *Belemnoidea*, die sich leicht vom Rostrum lösen, annehmen, daß sie zuweilen als sogenanntes Pseudoplankton in Gegenden und Ablagerungen entfernt von dem Wohnort der Tiere gelangen konnten.

Übrigens finden sich im Tertiär wenigstens *Nautilidae* formenreicher und viel weiter verbreitet als jetzt, und im Alttertiär treten, wenn auch recht selten, *Dibranchiata* mit wohl entwickelten und verschieden gestalteten Phragmokonen und Rostren in Europa auf. Ein plötzlicher Umschwung erfolgt dann an der Grenze des Mesozoikums.

Zwar finden sich † *Belemnoidea* in der obersten Kreide nicht gerade reich entwickelt gegenüber dem Reichtum in der unteren Kreide und besonders im Jura, und auch die *Nautilidae* spielen im ganzen Mesozoikum — obwohl wie jene anscheinend universell verbreitet — keine große Rolle, aber die † *Ammonoidea* treten überall in Formen- und Individuenmengen in marinen Ablagerungen aller Art so hervor, daß die ganze Ära das *Ammoniten*-Zeitalter genannt werden kann.

Im jüngeren Paläozoikum treten † *Orthoceren* und andere *Nautiloidea* viel mehr hervor, doch sind die † *Ammonoidea* bis gegen das Unterdevon hin ein wichtigeres Faunenelement. Im Silur aber herrschen nur noch die *Nautiloidea* und spielen hier eine recht bedeutende Rolle, während im oberen Kambrium nur wenige, im untersten bloß die fraglichen † *Volborthellen* sich finden.

Im einzelnen ist die Kreideformation vor allem durch reich verzierte oder grob quer gerippte † *Ammoniten* († *Cosmoceratidae*, † *Pachydiscus*), Formen mit beinahe ceratitischer Sutur († *Pulchelliidae*) oder mit äußerer *Amaltheen*-Ähnlichkeit († *Schlönbachien*) und durch die Häufigkeit von Nebenformen († *Lytoceratidae*, † *Cosmoceratidae*) charakterisiert.

Im Jura, wo wir, wie in der Kreide, nur angustisellate, oft mit Deckeln ausgestattete † *Ammoniten* finden, spielen deutlich quergerippte, oft mit Externkiel versehene Formen mit wohl differenzierter Sutur die herrschende Rolle († *Aegoceratidae*, † *Harpoceratidae*, † *Amaltheidae*, † *Stephanoceratidae* usw.). Neben ihnen sind die fast ganz auf Kreide und Jura beschränkten echten † *Belemniten* sehr häufig und charakteristisch. Merkwürdig ist übrigens, daß in gewissen Jura- und Unterkreideschichten der alpinen Fazies fast nur isolierte Aptychen neben seltenen † *Belemniten* sich finden.

In der Trias herrschen † *Ammoniten* ohne Aptychen in größter Vielseitigkeit der Gestaltung und mit Nebenformen († *Ceratitidae*, † *Trachyceraten*, † *Arcestidae*, † *Pinoceratidae* usw.). Ihre Loben und Sättel, welche ceratitisch bis äußerst zerschlitzt sind, sind relativ gleichartig, die Wohnkammern öfters sehr lang, die Anfangskammern angusti- oder latisellat. Die ältesten *Endocochlia* und die jüngsten weitnabeligen oder geraden *Nautiloidea* spielen daneben nur eine geringe Rolle, und in der mitteleuropäischen Provinz sind von *Cephalopoden* fast nur † *Ceratitidae*, *Nautilidae* und dürftige Unika von *Endocochlia* vorhanden.

Auch im Perm treten die *Nautiloidea* neben den herrschenden † *Proammonitida* nicht hervor. Im Karbon dagegen sind besonders die weitnabelig-spiralen *Nautilidae* so reich entwickelt, daß sie fast so wichtig wie die † *Goniatiten* erscheinen. Letztere und die nur oberdevonischen † *Clymenien* charakterisieren aber wieder vor allem das Devon, während für das Silur die *Nautiloidea* und zwar speziell geradegestreckte und evolute Genera († *Orthoceras*, † *Endoceras*, † *Cyrtoceras* und † *Lituites*) durch Formen- und Individuenmenge bezeichnend sind.

Da die wichtigsten Eigenschaften, besonders die Suturen, wie auch die Skulptur der dünnen *Tetrabranchiaten*-Gehäuse auch an Steinkernen sich sehr gut studieren lassen, bietet die Unterklasse ausnehmend gutes Material für den Paläontologen, während von den *Dibranchiata* leider nur die massiven Rostren häufig gut erhalten, vollständige Reste aber selten sind. Weil ferner die meisten meso- und paläozoischen Gattungen und Arten der *Tetrabranchiata* sehr weit und in größerem Individuenreichtum verbreitet sind und nur einige von der Fazies abhängig sich erweisen, geben sie besonders gute Leitfossilien zwar nicht für fazielle oder tiergeographische Studien, aber für geologische Altersbestimmungen ab, besonders da die Arten stets, die Genera größtenteils kurzlebig sind (s. Fig. 13, S. 16).

Es gibt aber auch recht langlebige Genera, so unter den *Nautiloidea Nautilus*, der mindestens bis in die Trias zurückgeht, † *Orthoceras*, der von der Trias und † *Cyrtoceras*, der vom Perm bis in das Oberkambrium verbreitet ist, unter den † *Ammoniten* † *Phylloceras* (obere Kreide bis obere Trias) und † *Lytoceras* (untere Kreide bis unterer Jura) und unter den *Dibranchiata* der allerdings meist nur in Rostren bekannte † *Belemnites* (oberste Kreide bis oberste Trias).

Infolge der erwähnten günstigen Verhältnisse sind die fossilen *Tetrabranchiata*, besonders die † *Ammonoidea*, öfters und eingehender in ihrer Stammesgeschichte studiert worden als irgendeine andere Tiergruppe, abgesehen von den Säugetieren, und es sind dabei schon manche gute Ergebnisse erzielt worden.

Offenbar sind die primitiveren *Nautiloidea* der weitaus ältere und zugleich ein lebenszäher Stamm; und wenn auch sein Ursprung im Kambrium sich verliert, so sprechen doch die gerade gestreckten ältesten Gattungen, sowie die nicht-spirale Anfangskammer dafür, daß gerade, einfach gekammerte Formen den Ausgangspunkt bildeten. Ob es solche mit weitem, vielleicht noch wichtige Weichteile enthaltendem Sipho (Fig. 328) waren, was viele silurische Gattungen wahrscheinlich machen, erscheint fraglich, wenn man die unterkambrische † *Volborthella* hierher rechnet, da ihr Sipho eng ist. Jedenfalls ist auffällig, daß der doch meistens ganz enge Sipho bei allen *Tetrabranchiata* und vielen *Endocochlia* vom Beginn ihres Auftretens an sich so konstant vorfindet; denn es stimmt das nicht gut mit der vorherrschenden Auffassung als rudimentäres, fast funktionsloses Organ, da solche variabel und inkonstant zu werden und allmählich zu schwinden pflegen.

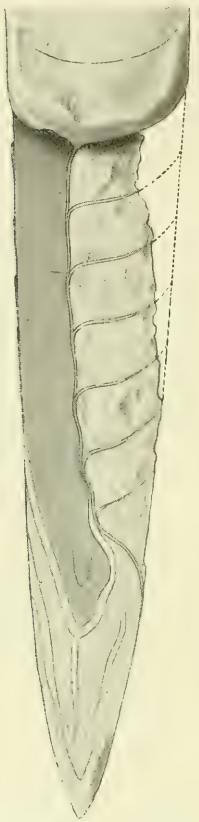


Fig. 328. † *Endoceras belemnitiforme Holm* (1896) (*O. Nautiloidea, F.* † *Orthoceratidae*). Untersilur, Öland, Ostsee. Anfangsteil seitlich, oben lädiert, darunter Längsschliff in Mittelebene $^2/_3$. Zeigt die Luftkammern, die langen Siphonaldüten und den sehr weiten, die erste Kammer ganz erfüllenden Sipho, der hier innere dütenförmige Kalkablagerungen enthält.

Wie im einzelnen die Entwicklung der *Nautiloidea* vor sich ging, ist noch unklar, offenbar hatten sie schon im Obersilur ihren Höhepunkt, was Formen- und Individuenmenge und z. T. auch was die Größe anlangt. Die weitgenabelt-spiralen blühten allerdings erst im Kohlenkalk. Nur die engnabeligen erhielten sich auch noch nach der Trias in geringer Formen- und Individuenmenge bis jetzt, vom Jungtertiär an noch dazu in Verbreitung und Gestaltung eingeschränkt und in nur mäßiger Größe.

Es ist bemerkenswert, wie in der Ordnung so einfach gebaute Formen mit unverengter Mündung und mit meist geringer oder keiner Skulptur wie † *Orthoceras*, † *Cyrtoceras* und *Nautilus* die langlebigsten sind, während die kompliziertesten Formen kurzlebig und vor allem auf die Blütezeit der Gruppe beschränkt erscheinen.

Da die † *Ammonoidea* gleich in mehreren weit- und engnabeligen Genera der † *Goniatitida* im Unterdevon, ganz vereinzelt schon im obersten Silur auftreten, ist ihre Ableitung von *Nautiloidea* zwar wahrscheinlich — gerade die devonischen zeigen noch am meisten Ähnlichkeiten, so in den rück-

gerichteten Siphonaldüten, den einfachen Suturen und der Mündung, mit jenen — sie läßt sich aber nicht beweisen. Nachdem ihre Anfangskammern fast stets spiral sind und selbst die geraden Nebenformen spiral beginnen, dürften sie im Gegensatz zu den *Nautiloidea* von spiralen Formen abstammen. Doch muß betont werden, daß gerade einige devonische †*Goniatiten* sackförmige Anfangskammern haben, daß darunter der völlig stabförmige †*Bactrites* sich befindet, der allerdings erst vom Mitteldevon an, also später, als einfach-spirale Formen auftritt, und daß †*Orthoceras* eine ganz ähnliche Anfangskammer wie er besaß.

Schon im Oberdevon erfolgte dann eine rasche Entwicklung der †*Goniatiten*, von denen sich die †*Clymenien* als schnell aufblühender

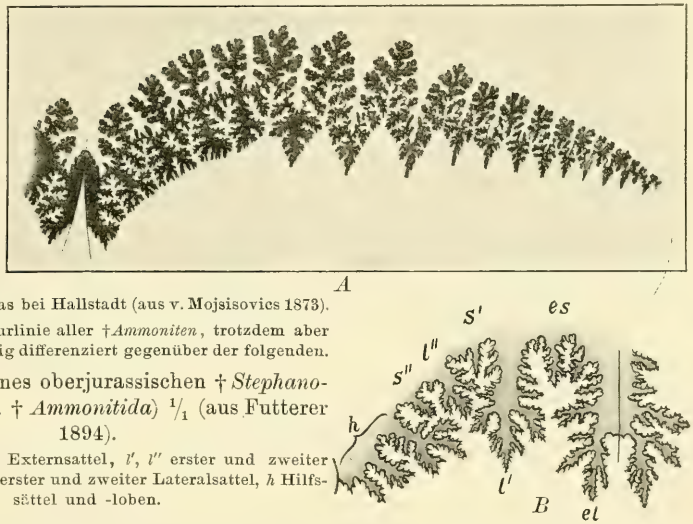


Fig. 329.

A Suturlinie eines triassischen † *Ammoniten (Pinacoceras)* (*U. O.* †*Ammonitida*, *F.* † *Pinacoceratidae*) $^3/_4$. Mittlere alpine Trias bei Hallstadt (aus v. Mojsisovics 1873). Zerschlitzteste Suturlinie aller †*Ammoniten*, trotzdem aber einförmig und wenig differenziert gegenüber der folgenden.

B Suturlinie eines oberjurassischen † *Stephanoceratiden* (*U. O.* † *Ammonitida*) $^1/_1$ (aus Futterer 1894).

el Externlobus, *es* Externsattel, *l'*, *l''* erster und zweiter Laterallobus, *s'*, *s''* erster und zweiter Lateralsattel, *h* Hilfssättel und -loben.

und verschwindender Seitenzweig ableiten lassen. Im Karbon gehen auch aus ihnen, wohl von Anfang an in mindestens zwei Stämme getrennt, die †*Proammonitida* hervor, von welchen dann die vielerlei †*Ammoniten* der Trias abstammen. Retro- und prosiphonate, lati- und angustisellate Formen gehen dabei onto- und phylogenetisch allmählich ineinander über.

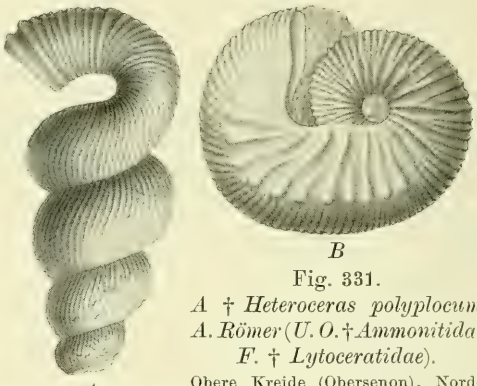
In der Trias ist offenbar der Höhepunkt der †*Ammonoidea* erreicht; Nebenformen und Riesen wie der zugleich in der Suturzerschlitzung höchst spezialisierte †*Pinacoceras* (Fig. 329 *A*) treten auf. Am Ende der Formation ist aber ein ganz merkwürdiger Wendepunkt in der Entwicklung des Stammes, denn es sterben anscheinend alle in ihr blühenden Familien völlig aus, und wahrscheinlich nur die

†*Phylloceratidae* überschreiten mit der bemerkenswert langlebigen Gattung †*Phylloceras* die Grenze.

Man kann dann von dem im untersten Jura auftretenden †*Psiloceras* (Fig. 330) die †*Aegoceratidae* ableiten und von ihnen die meisten weiteren †*Ammoniten* des Jura und der Kreide, die Abstammung aber der auch schon im Lias erscheinenden †*Lytoceratidae* und †*Amaltheidae* ist noch unsicher.

In der Kreide treten, wie in der Trias, wieder Nebenformen sehr hervor (Fig. 331), die größten †*Ammonoidea* (†*Pachydiscus*) finden sich hier und auch Formen mit ceratitisch einfacher Lobenlinie, und wie dort folgt darauf ein sehr rasches, dieses Mal aber völliges Aussterben all der vielen Stammreihen.

Fig. 330. † *Psiloceras planorbis Sow.* (*U. O.* † *Ammonitida*, *F.* † *Aegoceratidae*).
Unterster Lias, Württemberg (aus Quenstedt 1883).
Schale teilweise erhalten $^2/_3$.



A

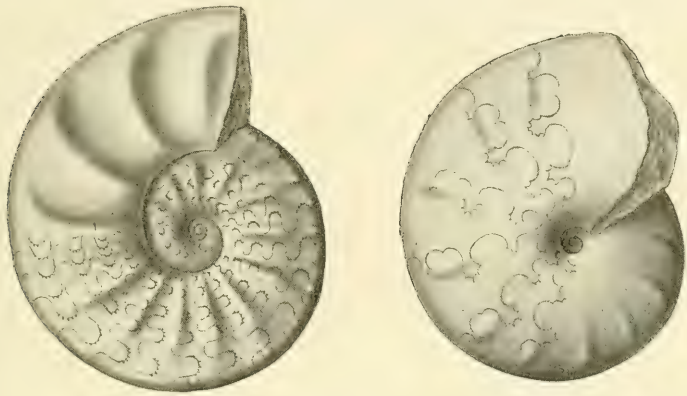
B

Fig. 331.
A † *Heteroceras polyplocum A. Römer* (*U. O.* †*Ammonitida*, *F.* † *Lytoceratidae*).
Obere Kreide (Obersenon), Norddeutschland (aus Schlüter 1872). $^1/_3$.
B † *Scaphites Geinitzi d'Orb.* (*U. O.* † *Ammonitida*, *F.* † *Cosmoceratidae*).
Obere Kreide (Turon), Norddeutschland (aus Schlüter 1873). $^1/_1$.

Außer der hier nur angedeuteten Klarlegung der allgemeinen Stammesgeschichte der †*Ammonoidea* ist es bei ihnen schon vielfach gelungen, durch ununterbrochene Schichtfolgen die Fortentwicklung von Form zu Form (Stamm-Mutationsreihen) zu verfolgen. Wenn es dabei auch noch nicht glückte, eine größere Gattung einwandfrei in eine andere überzuleiten, so fand man doch bei derartigen Studien eine Reihe wichtiger Gesetzmäßigkeiten. So den Wechsel von Zeiten sehr rascher und reicher (sogenannter explosiver) Entwicklung mit längeren, relativ ruhigen Perioden, das schon bei den *Lamellibranchiata* (S. 213—214) erwähnte intermittierende (iterative) Auftreten derselben Formen und das Vorkommen von vielerlei Konvergenzen, wie z. B. in der Ähnlichkeit der Nebenformen und Suturen der †*Ceratitidae* der Trias mit solchen einiger Kreide-†*Ammoniten* (Fig. 332). Ein

besonders beachtenswertes Resultat ist, daß eine Reihe genauer untersuchter Genera sich als polyphetisch entstanden ergab, so daß mit solchen Genusnamen eigentlich nur bestimmte, ungefähr gleichzeitige Stadien verschiedener paralleler oder konvergierender Stammreihen, also nicht direkt miteinander verwandte Arten zusammengefaßt werden (s. S. 44). Vielfach zeigt sich eben, daß gleichsinnige, allmähliche Umänderungen, allerdings verschieden rasch, bei getrennten Stammreihen eintreten, z. B. die Umwandlung der rückgewandten Siphonaldüten in vorragende, gewisse Sutur- und Skulpturkomplikationen usw.

Allgemeine Gesetzmäßigkeiten sind ferner ein allmähliches Größenwachstum und eine stärkere Differenzierung der Sutur und Skulptur,



A *B*

Fig. 332.

A † *Ceratites compressus E. Philippi* (1901) (*U. O.* † *Proammonitida, F.* † *Ceratitidae*).
Mittlere Trias (Muschelkalk), Altenburg. Steinkern mit ceratitischer Lobenlinie $^2/_3$.

B † *Tissotia Fourneli Bayle* (1878) (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Pulchelliidae*).
Obere Kreide (Senon), Algier. Steinkern mit pseudoceratitischer Sutur $^3/_4$.

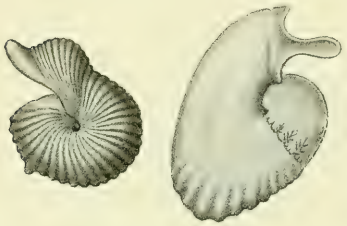
sowie häufig ein stärkeres Involutwerden, z. B. bei † *Phylloceratidae* und *Nautilinae* (vgl. Fig. 295, 296, S. 235—236).

Betreffs der Entwicklung von Sutur und Skulptur, auch des Schalenquerschnittes, ist die Beziehung der Ontogenie zur Phylogenie sehr wichtig. Denn vielfach läßt sich zeigen, daß neu auftretende Eigenschaften zuerst an den letzten Schalenwindungen erscheinen und bei geologisch jüngeren Formen auf immer frühere Umgänge zurückgreifen, also in größerer Jugend auftreten. So beschränkt sich das Anormalwerden der Wohnkammer bei den geologisch ältesten Formen auf deren Vorderende, bei jüngeren jurassischen aber erstreckt es sich auch auf weiter zurückliegende Teile (Fig. 333). Überhaupt ist das Studium der Schalenontogenie, in deren Verlauf die Sutur und

Skulptur allerdings mit manchen Ausnahmen und in abgekürzter Weise die Stadien der erwachsenen Vorläufer gewissermaßen rekapituliert, zur Ergänzung und Bestätigung sonstiger Forschung erforderlich.

Endlich ist noch die Zunahme der Verkalkung erwähnenswert, die in dem Vorherrschen kalkiger Aptychen bei jüngeren †*Ammonoidea* gegenüber den älteren, welche keine Deckel oder nur hornige Anaptychen haben, sowie in der Verkalkung der Siphonalhülle, die fast nur bei beinahe allen posttriassischen sich findet, wie auch in der Verkalkung der Schnäbel jüngerer *Nautilidae* sich zeigt.

Hierin ist die allerdings sehr wenig bekannte Entwicklung der *Dibranchiata* anscheinend eine andere, da die känozoischen fast alle eine Reduktion der verkalkten Teile gegenüber ihren mesozoischen Verwandten zeigen, doch könnte man darauf hinweisen, daß die Rostren der triassischen †*Belemnoidea* weniger massiv und relativ kleiner als die der späteren †*Belemniten* sind.



A *B*

Fig. 333.

A †*Lobites delphinocephalus Hauer* (1855) (*U. O.* † *Proammonitida, F.* † *Cyclolobidae*).

Obere alpine Trias, Hallstädter Kalk bei Aussee, Salzkammergut.

Anomalie der Wohnkammer nur ganz vorne. $^3/_4$.

B † *Oecotraustes macrotelus Oppel* (*U. O.* † *Ammonitida, F.* † *Harpoceratidae*).

Oberster Jura (Tithon), Mähren (aus Zittel 1868).

Anomalie der Wohnkammer weit nach rückwärts reichend. $^3/_4$.

Da gerade die triassischen Phragmokone, wie überhaupt die Anfangskammern der *Endocochlia*, sehr †*Orthoceras*-ähnlich sind, und bei manchen mesozoischen †*Belemnoidea* der Sipho wie bei vielen älteren *Nautiloidea* in jeder Kammer sich erweitert (Perlschnursipho), erscheint ihre Abstammung von †*Orthoceras*-artigen *Nautiloidea* nicht unwahrscheinlich. Die Blüte der †*Belemnoidea* war dann im Jura, in dessen mittlerem Teile Rostren von über $^1/_2$ m Länge sich finden. Im Alttertiär erfolgte ihr rascher Verfall, wobei bemerkenswerte Spezialisierungen, aber nur in arten- und individuenarmen Gattungen von geringer Körpergröße und anscheinend beschränkter Verbreitung auftraten.

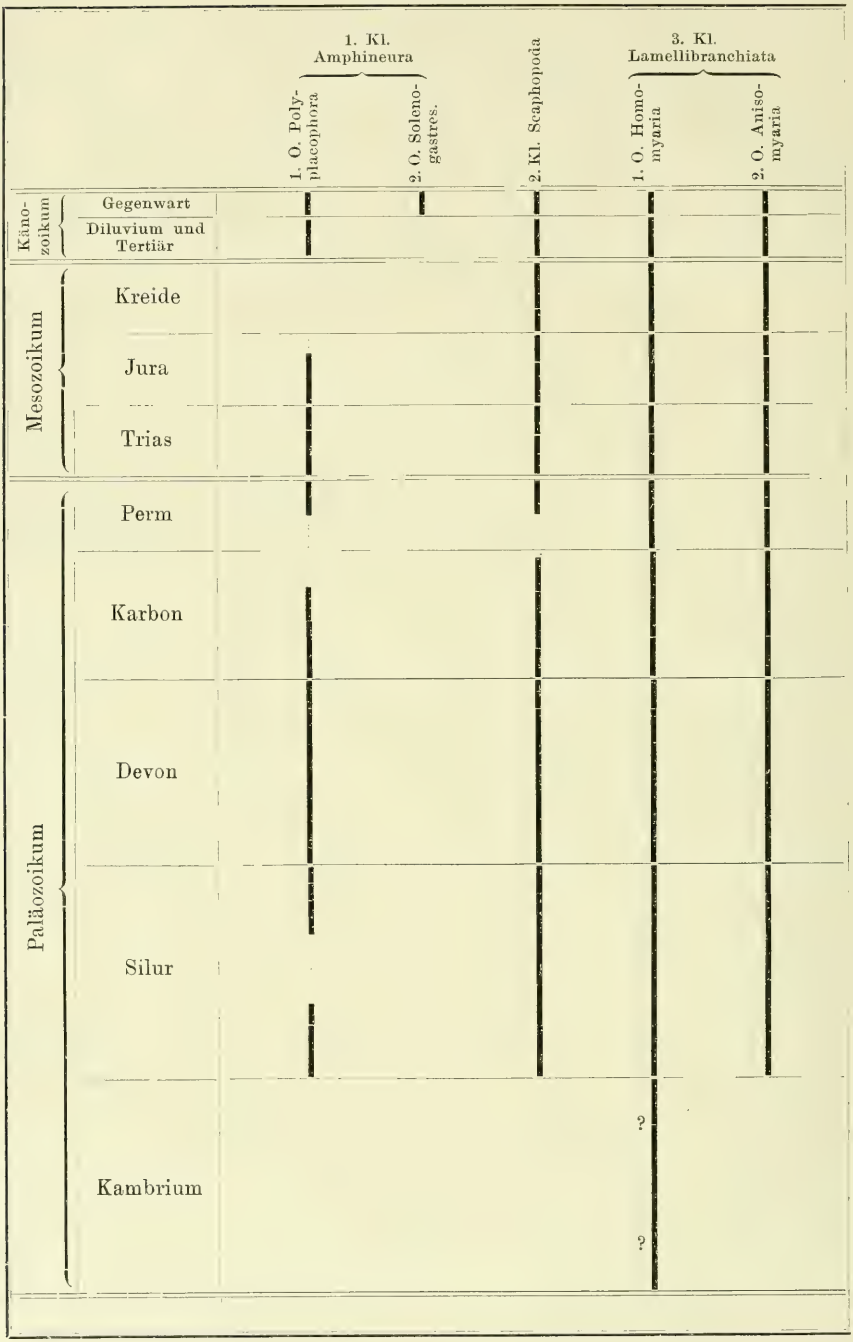
Ob durch völlige Reduktion des Rostrums die rezente *Spirula* aus †*Spirulirostra* hervorging, ist noch ganz fraglich. Wenig vollständiger sind die *Sepiidae* mit den †*Belemnoidea* durch alttertiäre Formen mit besser entwickelten Kammern und Rostren (†*Belosepia*, Fig. 323, *S.* 251) verknüpft, und die *Chondrophora* treten schon in der oberen Trias selbständig differenziert auf und scheinen seit dem Jura sich kaum verändert zu haben.

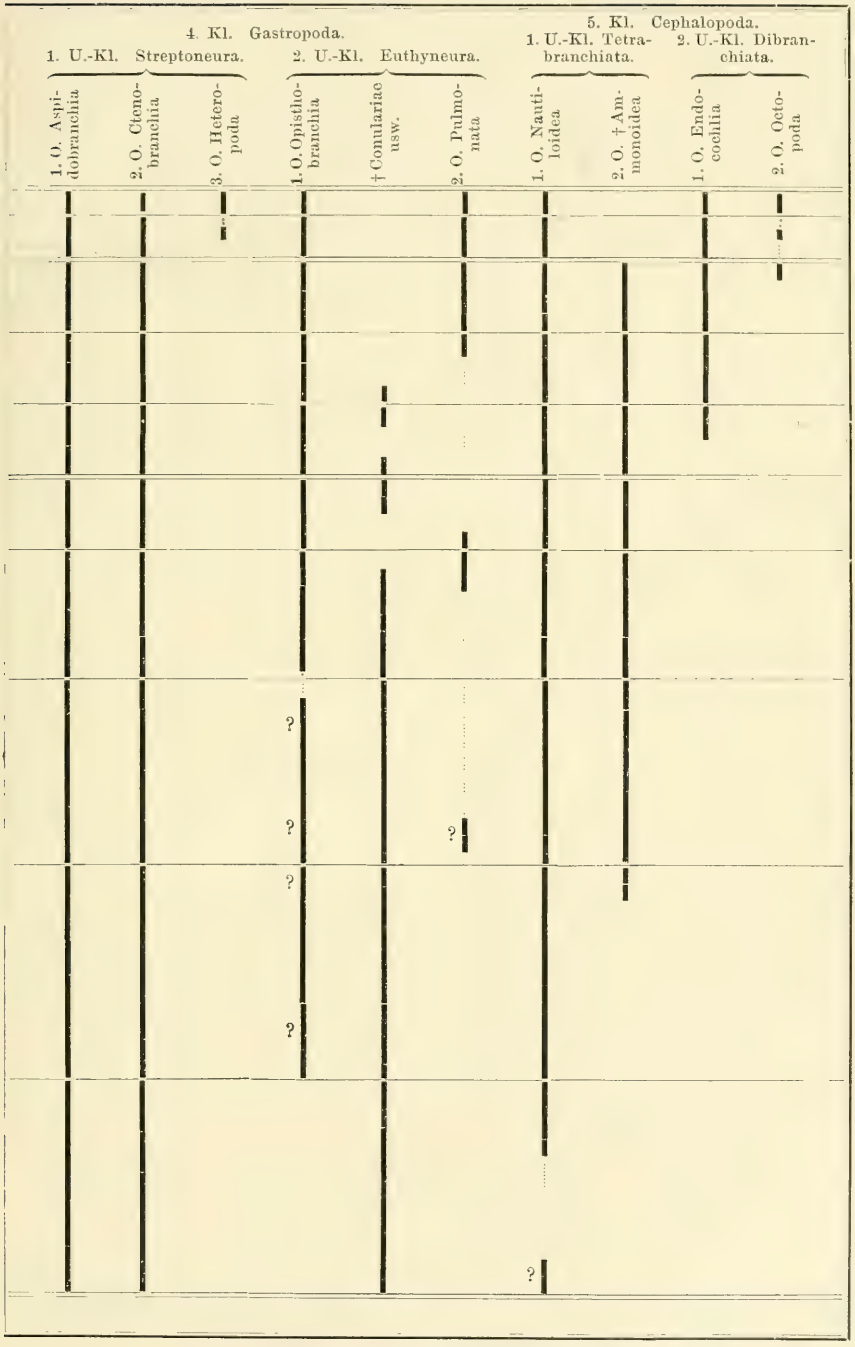
Über die Vorgeschichte der *Octopoda* weiß man so gut wie nichts. Es wurde zwar die Abstammung der *Argonauta* von †*Ammonoidea* vermutet und wird neuerdings durch den Nachweis, daß auch eine oberjurassische †*Lytoceras*-Art wahrscheinlich mit Hilfe der Arme eine äußere Schalenschicht bildete, einigermaßen bekräftigt, aber die zeitliche weite Trennung und die abweichende Struktur spricht dagegen, und bei keinem †*Ammoniten* ist eine Annäherung in der Reduktion der Septen und im Schwinden des Sipho auch nur angedeutet.

Diagnosen der Mollusca-Gruppen.

1. Klasse: ***Amphineura.*** Marine Bodenbewohner. Seitlich symmetrisch, dorsoventral platt oder wurmförmig, überdeckender Mantel mit Stacheln.
   1. Ordnung: *Polyplacophora.* Platt mit breitem Kriechfuß, dorsal mit chitinösem Randsaum und einer Längsreihe von 8 Kalkplatten überdeckt. Rezent bis Untersilur.
   2. Ordnung: *Solenogastres.* Wurmförmig, nur mit Kalkstacheln. Rezent.
2. Klasse: ***Scaphopoda.*** Marine gestreckte, seitlich symmetrische Bodenbewohner mit Grabfuß, ohne Kiemen. Mantel und Kalkschale röhrenförmig. Rezent bis Untersilur.
3. Klasse: ***Lamellibranchiata.*** Marine und Süßwasser-Bodenbewohner. Seitlich symmetrisch, ohne Kopf, mit beilförmigem Grabfuß und meist mit blattförmigen Kiemen, umhüllt von einem paarigen Mantel, der eine linke und rechte, dorsal durch ein elastisches Band sich öffnende und durch ein oder zwei Muskeln geschlossene, zweiklappige Kalkschale ausscheidet. Rezent bis ? Kambrium.
   1. Ordnung: *Homomyaria.* Marin und Süßwasser. Mit zwei gleich starken Schließmuskeln. Kiemen und Schalenschloß sehr verschiedenartig, letzteres oft fehlend. Oft mit Sipho. Sehr formenreich, rezent bis Untersilur (? Kambrium).
   2. Ordnung: *Anisomyaria.* Allermeist marin. Vorderer Schließmuskel schwach oder ganz rückgebildet. Nur Blattkiemen, kein Sipho. Schalenschloß schwach oder fehlend. Formenreich, rezent bis Untersilur.
4. Klasse: ***Gastropoda.*** In allen Lebensbereichen außer in der Luft. In der Regel mit Kopf und Kriechfuß, Kiemen oder Lungen. Mantel unpaar und gewöhnlich unpaare asymmetrische Kalkschale in Kegelspirale mit Horn- oder Kalkdeckel. Rezent bis Unterkambrium.

1. Unterklasse: *Streptoneura(-Prosobranchia).* Allermeist marine Bodenbewohner mit achterförmiger Nervenverbindung der Hauptganglien, vor dem Herzen ein oder zwei Vorkammern und gewöhnlich ein oder zwei Kiemen. Allermeist Spiralschale mit Deckel. Sehr formenreich, rezent bis Unterkambrium.
   1. Ordnung: *Aspidobranchia.* Fast nur marine Bodenbewohner mit ein oder zwei fiederigen Kiemen. Schale sehr verschieden gestaltet. Rezent bis Unterkambrium.
   2. Ordnung: *Ctenobranchia.* Meist marine, selten Süßwasserbewohner mit nur einem Vorhofe und einer kammförmigen Kieme. Gewöhnlich kegelspirales, sehr mannigfaltiges Gehäuse, oft mit Sipho. Rezent bis Unterkambrium.
   3. Ordnung: *Heteropoda.* Pelagische *Ctenobranchia* mit Schwimmfuß. Schale sehr dünn, zweiseitig symmetrisch oder fehlend. Rezent und Tertiär.


1. Kl. Amphineura
1. O. Polyplacophora
2. O. Solenogastres.
2. Kl. Scaphopoda
3. Kl. Lamellibranchiata
1. O. Homomyaria
2. O. Anisomyaria
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium
?
?


4. Kl. Gastropoda.
1. U.-Kl. Streptoneura.
2. U.-Kl. Euthyneura.
5. Kl. Cephalopoda.
1. U.-Kl. Tetra-branchiata.
2. U.-Kl. Dibran-chiata.
1. O. Aspi-dobranchia
2. O. Ceno-branchia
3. O. Hetero-poda
1. O. Opistho-branchia
† Conulariae usw.
2. O. Pulmo-nata
1. O. Nauti-loidea
2. O. † Am-monoidea
1. O. Endo-cochlia
2. O. Octo-poda
?
?
?
?
?
?

2. Unterklasse: *Euthyneura.* Meeres-, Süßwasser- und Landbewohner. Hermaphrodit mit ungekreuzten Nervensträngen. Spiralschale häufig rückgebildet. Rezent bis Karbon, ganz fragliche bis Untersilur.
   1. Ordnung: *Opisthobranchia.* Nur im Meer z. T. benthonisch, z. T. planktonisch. Vorkammer und Kiemen hinter der Herzkammer. Nur z. T. mit spiraler oder gerader Schale. Rezent bis Karbon, ganz fragliche bis Untersilur.

   Anhang: † *Tentaculites*, † *Hyolithidae*, † *Conulariidae.* Ganz fragliche marine Formen. Geradegestreckte, z. T. gedeckelte und mit Querböden versehene Kalk- bzw. verkalkte (?) Chitinschalen. Unterer Jura bis Unterkambrium.

   2. Ordnung: *Pulmonata.* Land-, Süß- und Salzwasserbewohner. Mit Lunge und Vorkammer vor der Herzkammer, Schale meist Kegelspirale und ohne Deckel, oft rückgebildet. Rezent bis Oberkarbon.

5. Klasse: ***Cephalopoda.*** Ausschließlich marine, zweiseitig symmetrische, getrennt geschlechtliche, mit Hornschnäbeln versehene Raubtiere, schwimmend oder kriechend. Kopf mit (?) 6, 8, 10 oder vielen Tentakeln, mit Trichter als Schwimmorgan. Der Mantel scheidet eine meist regelmäßig gekammerte oder eine rudimentäre Schale aus. Rezent bis Oberkambrium (? Unterkambrium).

1. Unterklasse: *Tetrabranchiata.* Stets mit einer äußeren, Luftkammern und einen Sipho enthaltenden, gewöhnlich planospiralen Kalkschale versehen, diese manchmal mit verengter Mündung. Rezente Gattung mit sehr vielen Tentakeln und vier Kiemen. Rezent bis Oberkambrium (? Unterkambrium).
   1. Ordnung: *Nautiloidea.* Schale planospiral, gebogen bis gerade, Septa nach vorn konkav, Sutur einfach; Sipho oft weit, mit rückgerichteten Düten, beginnt an der Rückwand der ersten napfförmigen Kammer, die hinten eine Narbe hat. Bei geraden Formen eine sackförmige Embryonalblase. Rezent bis Oberkambrium (? Unterkambrium).
   2. Ordnung: † *Ammonoidea.* Schale gewöhnlich planospiral, selten ganz evolut. Septa nach vorn konvex, Suturen meist zerschlitzt. Sipho stets eng und wandständig, fast stets extern, mit meist nach vorn gewendeten Düten, beginnt am Ende der allermeist spiralen Embryonalkammer. Oft Deckel vorhanden. Sehr formenreich, oberste Kreide bis oberstes Silur.

2. Unterklasse: *Dibranchiata.* Mit zwei Kiemen und (?) 6, 8 oder 10 mit Saugnäpfen oder Chitinhaken bewehrten Armen, allermeist mit Tintenbeutel. Schale fast stets innerlich oder fehlend. Rezent bis mittlere Trias.
   1. Ordnung: *Endocochlia.* Mit (?) 6, oder 10 oft hackenbesetzten Armen und meistens mit innerer Schale; diese in der Regel dorsales Schild, vielfach dazu noch kalkige, meist gerade, konische Schale mit Luftkammern und Sipho und hinten massives Kalkrostrum. Rezent bis mittlere Trias.
   2. Ordnung: *Octopoda.* Mit 8 Armen ohne Haken, ohne Schale. Nur *Argonauta*-Weibchen mit sekundärer, äußerer, planospiraler Kalkschale. Rezent bis oberste Kreide.

Literatur zu den Mollusken.

Handbücher.

Fischer, P.: Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Paris 1887.

Kobelt: Die Mollusken der paläarktischen Region. Wiesbaden 1897.

Faunen.

a. 1. Tertiär, Europa.

Bellardi e Sacco: I molluschi terziari del Piemonte e della Liguria. Torino 1872—1901.

Cossmann: Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. Annal. soc. malacolog. Belgique. Vol. 23, 24. Brüssel 1888/89.

Koenen, v.: Das norddeutsche Unter-Oligocän und seine Molluskenfauna. Abhandl. geol. Spezialkarte Preußen, Bd. 10. Berlin 1889—93.

a. 2. Tertiär, Afrika.

Oppenheim: Zur Kenntnis alttertiärer Faunen in Ägypten. Palaeontographica, Bd. 30. Suppl. Stuttgart 1905.

a. 3. Tertiär, Amerika.

Dall: Contributions to the tertiary Fauna of Florida. I—III. Transact. Wagner Inst. Science. Bd. 3. Philadelphia 1890—95.

Ortmann: Tertiary Invertebrates. Report. Princ. Univers. Expedition to Patagonia. 4. Palaeont., Part. 2., Princetown. 1896—99.

a. 4. Tertiär Australien.

Harris, G. F.: Catalogue of tertiary Mollusca etc. in the British Museum. Part. I. The Australian tertiary Mollusca. London 1897.

b. Kreide.

Holzapfel: Die Mollusken der Aachener Kreide. Palaeontographica Bd. 34. Stuttgart 1887.

Quaas: Beitrag zur Kenntnis der Fauna der obersten Kreidebildungen in der libyschen Wüste. Palaeontographica Bd. 30, 2. Stuttgart 1902.

Whitfield, R.: I. Brachiopoda and Lamellibranchiata, II. Gastropoda and Cephalopoda of the Raritan clays and Greensand marls of New Yersey. Monogr. U. St. geol. Surv. Bd. 9 u. 18. Washington 1885 u. 1892.

c. Jura.

Loriol: Verschiedene Abhandlungen über Molluskenfaunen des Schweizer und Franz. Jura in den „Mémoires de la société paléontol. Suisse". Genf 1874 bis 1903.

Benecke: Die Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lothringen u. Luxemburg. Abhandl. geol. Spezialkarte Elsaß-Lothringen. N. F. Bd. 6. Straßburg 1905. (Mit einem Abschnitt über die Lebensweise der Ammoniten).

d. Trias, s. bei den einzelnen Gruppen.

e. Perm.

Gortani: La fauna degli strati a Bellerophon della Carnia. Rivista Italiana di Palaeontologia. Bd. 12. Perugia 1907.

Waagen: Saltrange fossils I. Productus limestone fossils. Palaeontologia Indica. Ser. 13. Bd. 1. Calcutta 1880/81.

f. Karbon.

Gemmellaro: La fauna dei calcari con Fusulina nella Provincia di Palermo. Palermo 1887, 1888.

g. Devon.

Clarke, J. M.: Naples fauna in Western New York. Part. 2. Memoirs New York State Museum Bd. 6. New York 1904.

h. Silur.

Siemiradzki, J. v.: Die paläozoischen Gebilde Podoliens. Beitr. Pal. u. Geol. Österr.-Ung. Bd. 19. Wien 1906.

Ulrich, Clarke, Scofield: Geology of Minnesota III, Part. 2. Paleontology. Geol. and nat. hist. Survey of Minnesota. Minneapolis 1897.

i. Kambrium.

Walcott: Fauna of the lower cambrian or Olenellus zone. 10. Ann. Report U. St. geol. Survey. Washington 1890.

k. Fossile Süßwassermollusken.

Oppenheim: Über einige Brackwasser- und Binnenmollusken aus d. Kreide u. d. Eocän Ungarns. Ztschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 44. Berlin 1892.

Amphineura.

Jaekel: Über einen neuen Chitoniden, Trachypleura, aus dem Muschelkalk von Rüdersdorf. Ztschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 52. Berlin 1900.

Rochebrune: Monographie des espèces fossiles appartenant à la classe des Polyplaxiphores. Annal. scienc. géol., Bd. 14. Paris 1883.

Scaphopoda.

Richardson: Liassic Dentaliidae. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 62. London 1906.

Sacco: I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte 22. Torino 1897.

Lamellibranchiata.

A. Morphologie u. Systematik.

Bernard: Notes sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches. Bull. soc. géol. France, Sér. 3. Bd. 23, 24. Paris 1895/96.

Neumayr: Beiträge zu einer morphol. Einteilung der Bivalven. Denkschr. k. k. Akad. Wiss. math.-natw. Cl., Bd. 58. Wien 1891.

Reis, O.: Das Ligament der Bivalven. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Bd. 58. Stuttgart 1902.

B. Monographien.

Arnold, R.: The tertiary and quarternary Pectens of California. U. St. geol. Surv. Ser. C., Prof. Papers Nr. 47. Washington 1906.

Douvillé, H.: Études sur les Rudistes. Mémoires soc. géol. France. Paléontologie. I—III. Paris 1890—93.

— Les Lamellibranches cavicoles ou Desmodontes. Bull. soc. géol. France, Sér. 4. Bd. 7. Paris 1907.

Frech: Die devonischen Aviculiden Deutschlands. Abh. z. geol. Spezialkarte v. Preußen. Bd. 9. Berlin 1891.

Hind: A monograph of Carbonicola, Anthracomya and Najadites. Palaeontographical Society, Bd. 48—50. London 1894—96.

Pavlow, A. P.: Enchaînement des Aucelles et Aucellines du Crétacé russe. Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur., Bd. 17. Moskau 1907.

Philippi: Beiträge z. Morphologie u. Phylogenie d. Lamellibranchier. I—III. Ztschr. deutsch. geol. Ges, Bd. 50. Berlin 1898. Bd. 52, 1900 (Pectiniden u. Limiden).

Wöhrmann: Über die systemat. Stellung d. Trigoniden und die Abstammung der Nayaden. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 43. Wien 1893.

C. Muschelfaunen.

a. Mesozoikum.

Borissjak, A.: Die Pelecypoden der Juraablagerungen im europäischen Rußland. Mém. Comité géol. N. S., Lfg. 11, 19, 29 ff. Petersburg 1904, 1905, 1906 usw.

Waagen, L.: Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm, nebst vergleichend palaeont. u. phylogenet. Studien. Abh. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 18. Wien 1907.

Woods: A monograph of the cretaceous Lamellibranchiata. Palaeontographical Society. Bd. 53 ff. London 1899—1908 usw.

b. Paläozoikum.

Beushausen: Die Lamellibranchiaten des rheinischen Devon (mit Ausschluß der Aviculiden). Abhandl. geol. Spezialkarte Preußen. N. F. Bd. 17. Berlin 1885.

Hall, J.: Paleontology of New York. Lamellibranchiata. Geol. Surv. of the State of New York. Bd. 5. Part 1. Albany 1884/5.

Hind: A monograph of the British carboniferous Lamellibranchiata, Pt. I u. II. Palaeontographical Society, Bd. 50—59. London 1896—1905.

Gastropoda.

A. Allgemeines.

Cossmann: Essai de Palaeoconchologie comparée, Bd. 1—8. Paris 1895—1909.

Koken: Über die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. Neues Jahrb. f. Mineral. usw. Beilage Bd. 6. Stuttgart 1889.

Simroth: Gastropoda. In Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 3, Abt. 2. 1896—1908 usw.

B. Monographien.

Burckhardt, C.: Zur Systematik und Phylogenie der Pleurotomariiden. Neues Jahrb. für Mineral. usw. Stuttgart 1897. I.

Donald: Proterozoic Gastropoda referred to Murchisonia and Pleurotomaria etc. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 58. London 1902.

Grabau: Phylogeny of Fusus and its allies. Smithson. miscell. collect., Bd. 44. Washington 1904.

Holm: Sveriges kambrisk-siluriska Hyolithidae och Conulariidae. Abhandl. Sverig. geol. Undersökning, Ser. C. Nr. 112. Stockholm 1893.

Slater, Ida: A monograph of British Conulariae. Palaeontographical Soc., Bd. 61. London 1907.

C. Faunen.

a. Tertiär.

Cossmann: Mollusques éocéniques de la Loire-infér. Tome I, II. Bull. Soc. Sci. nat. de l'Ouest. Nantes 1895—1901.

Hoernes u. Auinger: Die Gastropoden d. Meeresablagerungen d. ersten und zweiten Mediterranstufe. Wien 1879—91.

Martin: Die Fossilien von Java. Sammlungen d. geol. Reichsmuseums in Leiden. Bd. 1. Leiden 1895—99.

b. Mesozoikum.

Broili: Die Fauna der Pachycardientuffe der Seiser Alp. (Scaphopoden u. Gastropoden). Palaeontographica, Bd. 54. Stuttgart 1907.

Hudleston: A monograph of the British jurassic Gastropoda. Palaeontographical Soc. Bd. 51—58. London 1887—94.

Häberle, D.: Paläontologische Untersuchung triadischer Gastropoden aus dem Gebiet v. Predazzo. Verh. naturh. mediz. Ver., N. F., Bd. 9. Heidelberg 1908.

Kaunhowen: Die Gastropoden der Maestrichter Kreide. Palaeontol.-geol. Abhandl., Bd. 8. Jena 1898.

Kittl, E.: Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian d. südalpinen Trias. Annal. k. k. Hofmuseum, Bd. 6, 7. u. 9. Wien 1891, 1892 u. 1894.

c. Paläozoikum.

Lindström: On the silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. 19. Stockholm 1881.

Perner: Gastropodes. In Barrande: Système silurien du centre de la Bohême. Bd. 4, T. 1 u. 2. Prag 1903 u. 1907.

d. Süßwasser- u. Landformen.

Miller: Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns und alttertiäre Land- u. Süßwasserschnecken der Ulmer Gegend. Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturkunde Württemberg. Bd. 56 u. 63. Stuttgart 1900 u. 1907.

Oppenheim: Die Land- und Süßwasserschnecken der Vicentiner Eocänbildungen. Eine paläontol.-zoogeograph. Studie. Denkschr. k. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Cl. Bd. 57 Wien 1890.

Cephalopoda.

A. Morphologie u. Allgemeines.

Appelöf: Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar., Bd. 25. Stockholm 1894.

Benecke: s. S. 265.

Crick: On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammon.). Trans. Linn. Soc. (Zool.), Bd. 7, Pt. 4. London 1898.

Hoernes, R.: Zur Ontogenie u. Phylogenie d. Cephalopoden. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 53. Wien 1903.

Hyatt: Fossil Cephalopoda in the Museum of comparative Zoology. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci. Bd. 32. Cambridge (Mass.) 1883.

Michael: Über Ammonitenbrut mit Aptychen in der Wohnkammer v. Oppelia steraspis. Ztschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 46. Berlin 1894.

Mojsisovics: Über die Struktur des Sipho bei einigen triadischen Ammoneen. Neues Jahrb. f. Mineral. usw. Stuttgart 1885. II.

Pompeckj: Über Ammoniten mit „anormaler" Wohnkammer. Jahreshefte Ver. f. vaterländ. Naturkunde Württemberg, Bd. 50. Stuttgart 1894.

Schwarz: Shell-structure in the Ammonoidea. Geol. Magaz. Dec. 4. Bd. 2. London 1895.

Solger: Die Fossilien d. Mungokreide in Kamerun u. ihre geolog. Bedeutung. Mit bes. Berücksichtigung d. Ammoniten. In Esch: „Beiträge z. Geologie v. Kamerun". Stuttgart 1904. (Lebensweise usw.)

Till: Die Cephalopodengebisse aus dem schlesischen Neokom. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt. Bd. 56 u. 57. Wien 1906 u. 1907.

B. Einzelne Gattungen u. Familien.

Crick: On the Proostracum of a Belemnite. Proc. Malacol. Soc., Bd. 2, Pt. 3. London 1896.

Douvillé, H.: Sur la classification des Ceratites de la craie. Bull. soc. géol. France, Sér. 3. Bd. 18. Paris 1889/90.

Foord and Crick: Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum. Part I—III. London 1888—1897.

Haug: Beiträge zu einer Monographie d. Ammonitengattung Harpoceras. Neues Jahrb. f. Mineral. usw. Beilage Bd. 3. Stuttgart 1885.

Haug: Études sur les Goniatites. Mém. soc. géol. France. No. 18. Paris 1898.

Karpinsky: Über die unterkambrische Cephalopodengattung Volborthella Schmidt. Verhandlg. k. russisch. miner. Ges., Bd. 41. St. Petersburg 1903.

Lindström: The Ascoceratidae and Lituitidae of the upper Silurian formation of Gotland. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., Bd. 23. Stockholm 1890.

Philippi, E.: Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. Paläont.-geol. Abhandl., Bd. 8. Jena 1901.

Faunen.

a. Tertiär.

Newton, R. B. and Harris: A Revision of the British Eocene Cephalopoda. Proc. Malacol. Soc., Bd. 1, Pt. 3. London 1895.

Sacco: I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Pt. 30. Torino 1904.

b. Mesozoikum.

Buckman: A monograph of the inferior Oolite Ammonites of the British Islands. Palaeontographical Society, Bd. 41—58. London 1887—1904.

Diener: Himalayan fossils II. The Cephalopoda of the lower Trias. Palaeont. Indica, Ser. 14. Bd. 2. Calcutta 1897.

Grossouvre: Les Ammonites de la Craie supérieure. Méms. p. serv. à l'explication de la carte géol. de la France. Paris 1893.

Hauer: Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalkes. Denkschr. k. k. Akad. Wiss. math.-naturw. Cl. Bd. 54/59. Wien 1888/92.

Hyatt and Smith, J. P.: The triassic Cephalopod genera of America. Professional paper No. 40. U. St. geol. Survey, Washington 1905.

Koenen, v.: Die Ammonitiden des norddeutschen Neokom. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanstalt. N. F., Bd. 24. Berlin 1902.

Kossmat: Untersuchungen über die südindische Kreideformation. Beiträge zur Pal. u. Geol. Österr.-Ung. Bd. 9, Wien 1895; Bd. 11, 1897/98.

Mojsisovics: Das Gebirge um Hallstadt II. Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 6. Wien 1893. Supplement 3. Bd. 6. Ebd. 1902.

Pervinquière, L.: Études de paléontologie tunisienne. I. Cephalopodes des terrains sécondaires. Paris 1907.

Pompeckj: Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des schwäbischen Jura. Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturkunde Württemberg, Bd. 49. Stuttgart 1893, 1896.

— Ammoniten des Rhät. Neues Jahrb. f. Mineral. usw. Stuttgart 1895. II.

Quenstedt: Die Ammoniten des schwäbischen Jura I—III. Stuttgart 1883—89.

Uhlig: Über die Cephalopodenfauna der Teschener u. Grodischter Schichten. Denkschr. k. k. Akad. Wiss. math.-natw. Cl. Bd. 72. Wien 1901.

Uhlig: The fauna of the Spiti shales. Palaeont. Indica, Ser. 15. Bd. 4. Calcutta 1903 usw.
Waagen: Fossils from the Ceratite formation. Palaeont. Indica, Ser. 13. Bd. 2. Calcutta 1895.
Wähner: Beiträge zur Kenntnis d. tieferen Zonen d. unt. Lias in d. nordöstl. Alpen. Beitr. Pal. u. Geol. Österr.-Ung., Bd. 1. Wien 1882 bis Bd. 11, 1898.

c. Paläozoikum.

Clarke, J. M., The lower silurian Cephalopoda of Minnesota. Geology of Minnesota III. (Paleontology) Part. II. Albany 1897.
Foord: Monograph of the carboniferous Cephalopoda of Ireland. Palaeontographical Soc., Bd. 51—57. London 1897—1903.
Frech: Über devonische Ammoneen. Beitr. Pal. u. Geol. Österr.-Ung. Bd. 14. Wien 1902.
Gemmellaro: La fauna dei calcari con Fusulina. Palermo 1887—89.
Karpinsky: Über die Ammoneen der Artinsk-Stufe. Mém. de l'Acad. impér. de St. Pétersbourg. Bd. 37. St. Petersburg 1889.
Schröder: Untersuchungen über silurische Cephalopoden. Paläontol. Abhandlungen. Bd. 5. Jena 1891.
Smith, J. P.: The carboniferous Ammonoids of America. Monographs U. St. geol. Survey. Bd. 42. Washington 1903.

VII. Stamm: Arthropoda.

Die außerordentlich vielgestaltigen Gliederfüßler sind normalerweise zweiseitig symmetrisch, sie sind ungleichartig und auch in ihren paarigen Gliedmaßen segmentiert, und haben ein gegliedertes Chitinskelett.

Das stets nur äußere kutikulare Skelett, von dem allerdings nicht selten zur Muskelanheftung dienende Fortsätze nach innen ragen (siehe Fig. 353, S. 283), läßt oft Schichtung und senkrecht durchsetzende, sehr feine, sowie gröbere Kanäle erkennen (Fig. 16, S. 21) und ist häufig mit kohlensaurem und etwas phosphorsaurem Kalk stark imprägniert und dadurch besonders verfestigt, während es an den Gelenken ganz zart bleibt. Es wird in der Regel bei dem Wachstum oder bei der Metamorphose der eierlegenden Tiere, die allermeist getrennt-geschlechtlich und häufig durch starke Geschlechtsunterschiede ausgezeichnet sind, im Zusammenhang abgeworfen und erneuert (Häutung).

Die Zahl der Körpersegmente ist meist auf 20 oder weniger beschränkt und für größere Gruppen oft konstant. Die Gliederung ist in der Regel vor allem dadurch eine stark ungleichmäßige (heteronome), daß zwar jedes Segment ein Paar gelenkiger Gliedmaßen tragen kann, daß aber diese z. T. fehlen, z. T. sehr verschieden differenziert sind, und auch dadurch, daß Segmente verschmelzen.

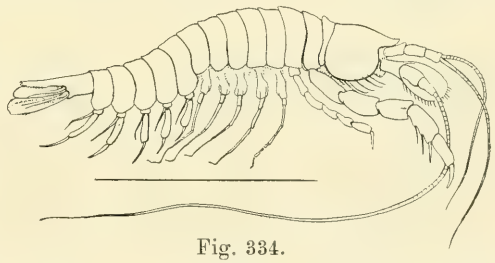


Fig. 334.

† *Uronectes* († *Gampsonyx*) *fimbriatus Jordan* (*L. Syncarida, F.* † *Nectotelsonidae*).

Unteres Perm (Rotliegendes), Lebach bei Saarbrücken, Rheinprovinz (abgeändert aus Burmeister 1854).

Vergrößerte Rekonstruktion. Es sind nur die Gliedmaßen der rechten Seite gezeichnet, am Kopf nur die zwei Antennen sichtbar, an der Brust 7 einfache, am Abdomen 6 Spaltfüße.

So trägt der Kopf, der stets aus mehreren verschmolzenen Gliedern besteht, vor dem ventralen Mund ein oder zwei Paar präorale Fühler (Antennen), die vor allem als Sinnesorgane dienen, und an und hinter ihm zu Mundteilen umgeänderte Gliedmaßen. Der Mittelleib (Brust, Thorax), dessen Rückenpanzer häufig mit dem des Kopfes zu einem Kopfbrustpanzer (Cephalothorax) verschmilzt, ist hauptsächlich durch Gliedmaßen, die zur

Fortbewegung dienen, ausgezeichnet, indem ventral mindestens zwei Paare Geh- oder Schwimmfüße und bei den geflügelten Insekten außerdem dorsal zwei oder nur ein Paar Flügel entwickelt sind. Der sehr verschieden lange Hinterleib (Abdomen) endlich besitzt bald der Fortbewegung, Atmung oder Fortpflanzung dienende, bald rückgebildete oder keine Gliedmaßen (Fig. 334).

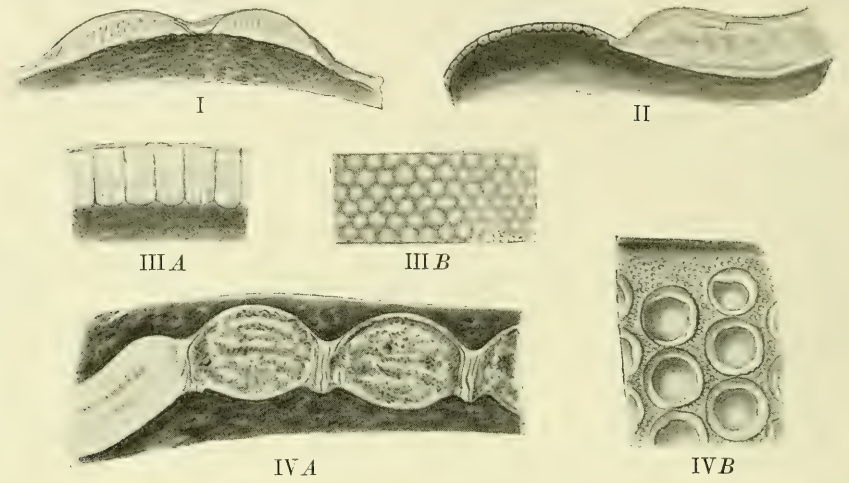


Fig. 335. *Cornea* von † *Trilobiten*-Augen.

I. † *Harpes vittatus Barr.* (*F.* † *Harpedidae*). Obersilur (Stufe *E*), Lochkow, Böhmen (aus Lindström 1901). Querschliff durch zwei Punktaugen (plankonvexe Linsen) $^{45}/_{1}$.

II. † *Cheirurus* († *Cyrtometopus*) *clavifrons Dalm.* (*F.* † *Cheiruridae*). Untersilur, Ostgotland (aus Lindström 1901). Querschliff durch ein Facettenauge mit bikonvexen Linsen und einen Teil der Wange $^{20}/_{1}$.

III. † *Asaphus* (*F.* † *Asaphidae*). Untersilur, Ostgotland (aus Lindström 1901). *A* † *Asaphus fallax Dalm.* Querschliff durch ein Facettenauge mit prismatischen Linsen $^{60}/_{1}$. *B Asaphus sp. indet.* Augenoberfläche $^{30}/_{1}$.

IV. † *Dalmanites imbricatulus Ang.* (*F.* † *Phacopidae*). Obersilur, ?Gotland (aus Lindström 1901). *A* Querschliff durch ein aggregiertes Auge $^{45}/_{1}$. Zwischen den bikonvexen Linsen der zahlreichen Punktaugen gewöhnliche Schale mit vertikalen Porenkanälen. *B* Oberfläche des Auges $^{15}/_{1}$. Skulptierte Schale mit den Einzellinsen, deren dünne Deckschicht z. T. zerstört ist.

Dadurch, daß bis auf die Flügel die Gliedmaßen nur auf der Bauchseite entwickelt sind, erscheint sie sehr oft deutlicher gegliedert als der Rücken und ist von ihm stark verschieden. Man unterscheidet deshalb am Panzerring jedes Segments den Bauchteil (Sternit) vom Rückenteil (Tergit), an dem noch jederseits ein Seitenteil (Pleura) stärker entwickelt sein kann (Fig. 347, S. 280).

Von den Weichteilen sei nur erwähnt, daß segmentäre Muskeln, eine Leibeshöhle, ein Darm, Exkretionsorgane, in der Regel auch ein Herz und Atemorgane wohlentwickelt sind, und daß der After und meistens auch die Mündungen der Geschlechtsorgane am Abdomen

liegen. Das Nervensystem endlich besteht aus einem ventralen Bauchmark und dorsalen Hirn. Von letzterem aus werden nicht nur die Antennen, sondern auch die unter den Sinnesorganen besonders beachtenswerten Augen innerviert, welche als „Punktaugen“ mit nur einer Linse, als „Facettenaugen“ mit einer in viele Linsen geteilten, sogenannten Cornea des Chitinskeletts versehen sind (Fig. 335).

Obwohl fast nur einige Wasserbewohner eine Größe von einigen Dezimetern bis über 2 m erreichen, die allermeisten Gliederfüßler aber nur wenige Millimeter bis einige Zentimeter lang sind, spielen sie durch ihre Formenfülle und Individuenmenge in allen Lebensbezirken eine große Rolle, und außerdem sind sie biologisch besonders interessant und wichtig. Die zahlreichen Formen, die infolge von Parasitismus von der gegebenen Diagnose oft völlig abweichen und weichhäutig sind, kommen allerdings für den Paläontologen kaum in Betracht und werden deshalb hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

Während man früher meistens nur zwei Unterstämme, *Branchiata* und *Tracheata*, unterschied, je nachdem die Atemorgane als äußere ventrale Anhänge (Kiemen) oder als röhrenförmige Hauteinstülpungen (Tracheen) entwickelt sind, haben embryologische Untersuchungen nähere Beziehungen der kiementragenden Molukkenkrebse (*Merostomata*) und der mit Tracheenlungen atmenden Skorpione (*Arachnoidea*) bewiesen; da aber die Paläozoologie keine Übergänge zwischen den Klassen der *Crustacea*, *Merostomata*, *Arachnoidea*, *Protracheata*, *Myriapoda* und *Insecta* kennt, so werden diese ungleichwertigen Abteilungen, die nach der Art ihrer Gliederung, der Ausbildung der Atemorgane und Gliedmaßen und nach der Ontogenie unterschieden werden, hier getrennt behandelt.

1. Klasse: Crustacea.

Bei den Krebsen, deren Chitinskelett gewöhnlich verkalkt, besteht der Kopf aus fünf verschmolzenen Segmenten. An ihm ist oft eine Hautfalte entwickelt, die dorsal entspringt und vor allem nach hinten und seitlich sich ausdehnt und eine Schale ausscheidet, die meist unpaar (Cephalothorax), häufig aber auch zweiklappig ist (Fig. 339, S. 276), selten sogar aus zahlreichen Kalkplatten besteht (Fig. 345, S. 278).

Die Gliedmaßen, welche höchstens an den letzten Segmenten fehlen und oft in Scheren enden, sind bis auf das erste präorale Antennenpaar wenigstens ursprünglich als zweiästige Spaltfüße entwickelt, indem einfachen Basalgliedern (Protopodit) ein gegliederter Außen- und Innenast (Exo- und Endopodit) folgt (Fig. 334, S. 271). Außer bei den †*Trilobita* ist fast stets noch ein zweites präorales Gliedmaßenpaar

vorhanden, auf das die Kopffüße folgen, deren Basalglieder meistens zum Kauen dienen, und deren Äste mehr oder minder stark reduziert sind. Die weiteren Extremitäten sind hauptsächlich als Geh- oder Schwimmfüße ausgebildet, und an ihnen befinden sich in der Brust- oder Hinterleibsregion die Kiemen, außer bei winzigen Formen, die nur eine Hautatmung besitzen.

Abgesehen von ganz wenigen Land- und zahlreichen Süßwasserbewohnern bevölkern die Crustacea alle Lebensbezirke des Meeres und leben vielfach parasitisch und sind dementsprechend sehr mannigfaltig differenziert. Die niederen, unter sich sehr verschiedenen Krebse werden am besten als *Entomostraca* den höheren *Malacostraca* gegenübergestellt, obwohl fast nur in der Segmentzahl und meist auch in den Larvenformen ein durchgehender Unterschied besteht.

1. Unterklasse: Entomostraca.

Die meistens winzigen bis mehrere Zentimeter großen niederen Krebse sind ausgezeichnet durch eine wechselnde Segmentzahl und in der Regel durch die *Nauplius*-Larve, die unsegmentiert ist und nur ein unpaares Auge sowie drei Schwimmfußpaare besitzt. Sie haben Spaltfüße und die noch lebenden am Körperende in der Regel ein Paar Fortsätze (*Furca*, Fig. 336). Sie leben außer im Süß- und Brackwasser in allen Regionen des Meeres und dort z. T. festsitzend, sowie vielfach parasitisch.

Sie zerfallen vor allem nach ihrer Gliederung und der Ausbildung der Gliedmaßen in fünf scharf getrennte Ordnungen, von welchen die zarten ***Copepoda*** fossil unbekannt sind, während die *Branchiopoda* und *Cirripedia* wenigstens in ihren nicht-parasitischen Gruppen, die *Ostracoda* und †*Trilobita* dagegen in allen Familien für die Paläozoologie in Betracht kommen.

2. Ordnung: Branchiopoda.

Die meistens zarten und höchstens 7 cm großen Kiemenfüßler sind gegenwärtig vor allem im Süßwasser aller Länder verbreitet, wo sie oft in großen Individuenmassen auftreten und vielfach an das Austrocknen in interessanter Weise angepaßt sind. Sie haben fast nur gleichartige, blattförmige, zum Rudern und Kriechen dienende Spaltfüße als gemeinsames Merkmal und bieten ein beachtenswertes Beispiel dafür, wie wenig manchmal das Vorhandensein oder Fehlen und die Gestaltung eines festen Panzers für die zoologische Stellung eines Tieres beweist.

Hauptsächlich nach ihrer differenten Körperbedeckung und ihrer höchst verschiedenen und überdies in der Zahl variablen Gliederung

zerfallen sie in mehrere sehr abweichende Gruppen. Davon sind aber die Angehörigen der einen **Unterordnung *Cladocera***, deren kleiner, seitlich platter und segmentarmer Körper in der Regel von einer sehr zarten zweiklappigen Schale bis auf den Kopf umschlossen ist, fossil nur in ganz unsicheren Resten bekannt.

Zu der anderen **Unterordnung *Phyllopoda*** gehören die größeren, segmentreicheren und fast durchwegs im Süßwasser oder in Salzseen lebenden Formen. Auch von ihr sind die nackten *Branchipodidae* und die *Apodidae*, deren Vorderhälfte von einem dünnen unpaaren Rückenschild überdacht ist, außer einem *Apus* in der unteren Trias (Buntsandstein) der Vogesen, fossil nur in sehr wenigen, nicht näher bestimmbaren oder ganz unsicheren Vertretern bekannt, worunter der *Apus*-ähnliche †*Protocaris* (Fig. 336) als ältester erwähnenswert ist.

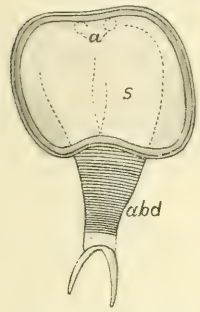


Fig. 336. †*Protocaris Marshii Walcott* (?*U. O. Phyllopoda*). Marines Unterkambrium, Vermont, Nordamerika (aus Schuchert 1897). $^1/_1$. *a* Andeutungen von ein Paar Augen, *abd* Abdomen mit *Furca* aus sehr vielen Segmenten setzt sich unter das unpaare große Rückenschild *s* fort.

Nur die letzte Familie, *Estheriidae*, die ähnlich wie die typischen *Cladocera* große Ruderantennen und eine zweiklappige Schale besitzen, läßt sich in den Schalen der Gattung *Estheria* nebst einigen ausgestorbenen meso- und paläozoischen Verwandten bis in das Devon Europas und Nordamerikas sicher nachweisen. Ihre ovalen verkalkten Schälchen, die, statt bei der Häutung erneuert zu werden, in neuen Schichten anwachsen und so den Muschelschalen der †*Posidonomya* (*Aviculidae*, S. 209) sehr ähnlich werden, lassen sich nämlich an einer charakteristischen Oberflächenstruktur erkennen (Fig. 337). Sie finden sich, z. T. in weiter geographischer Verbreitung, nicht nur in Süß- und Brackwasser, sondern auch in marinen Seichtwasserablagerungen; die Tiere scheinen also einst auch im Meere gelebt zu haben.

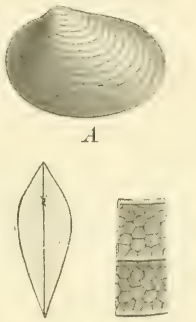


Fig. 337. *Estheria* † *minuta Alberti* (*U. O. Phyllopoda*). Oberste Trias, Worcestershire, England (aus R. Jones 1862). *A* linke Klappe von außen, *B* Schalenumriß von oben $^4/_1$, *C* Schalenoberfläche $^{35}/_1$, zeigt die feine netzförmige Skulptur zwischen den Anwachsstreifen.

3. Ordnung: Ostracoda.

Die 1 bis 2 mm, ganz selten 10 bis 20 mm langen Muschelkrebse haben ihren kurzen Körper, der nur mit 7 Paar sehr verschieden gestalteter Gliedmaßen versehen ist, ganz in einer zweiklappigen Schale eingeschlossen, und zum Kriechen und Schwimmen dient ihnen fast

nur das zweite Antennenpaar, sie gleichen also hierin vielen *Branchiopoda* (Fig. 338). Die gewöhnlich ungleichen Klappen werden durch ein dorsales Band geöffnet und durch einen ungefähr zentral gelegenen Quermuskel geschlossen und sind oft am Dorsalrand mit einem Schloß

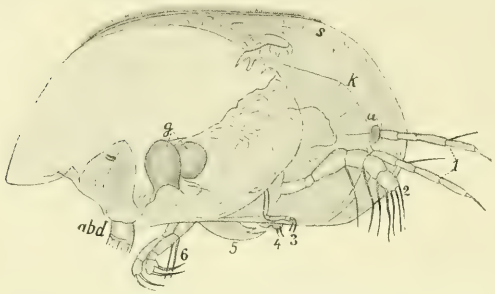


Fig. 338. † *Palaeocypris Edwardsi Ch. Brogn.* (*U. O. Podocopa*).

Oberkarbon (Steinkohlenschichten), St. Etienne, Frankreich (aus Ch. Brogniart 1876).

Einziger mit Gliedmaßen erhaltener fossiler *Ostracode*, verkieselt, stark vergr. *a* Auge, *abd* Abdomen, *g* Geschlechtsorgane, *k* Oberrand des Körpers, *s* Schale oben mit Borsten besetzt, hinten unvollständig, 1 erstes Antennenpaar, 2 große Ruderantenne, 3 Mandibulartaster, 4 und 5 ? Maxillen, 6 Kriechfüße.

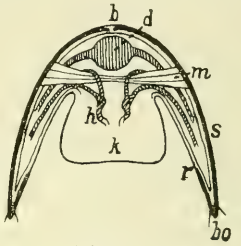


Fig. 339. *Ostracode*, schematischer Querschnitt, stark vergr. (abgeändert aus Bronn 1879).

b elastisches Band am Schloßrande, *bo* Borsten, *d* Darm mit Leberschläuchen, *h* Hoden, *k* Körper mit unverkalktem Chitin, *m* Schließmuskel, *r* verkalkter Randumschlag, *s* verkalkte rechte Schalenklappe.

versehen, also ganz Muschelschalen ähnlich, und werden wie sie an der Außenseite der dicken Mantelfalten abgeschieden. Doch verkalken nicht nur sie, sondern in der Regel auch noch der Randteil des zarten Chitinpanzers an der Mantelinnenseite (Fig. 339).

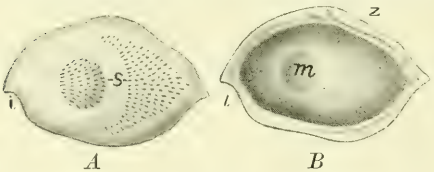


Fig. 340. *Cypridina* † *koninckiana Bosquet* (*U. O. Myodocopa*).

Oberste Kreide, Maastricht, Holland (aus Bosquet 1847).

A linke Klappe von außen, *B* rechte von innen $^{23,5}/_{1}$. *i* Einschnitt am Vorderrande, *m* Muskelfleck (Ansatzstelle), *s* Spitzen, *z* Schloßzähne.

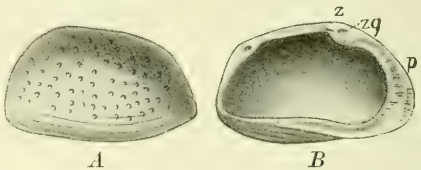


Fig. 341. *Cythere* † *rugulata R. Jones* (1885) (*U. O. Podocopa, F. Cytheridae*).

Oberster Jura (Purbeck), England.

A Klappe von außen, *B* von innen $^{30}/_{1}$. *p* Porenkanäle, *z* Schloßzahn, *zg* Zahngrube.

In der Form der meist ovalen oder nierenförmigen Schale sind vielfach auch Geschlechtsunterschiede ausgeprägt. Sie ist dicht und nur von feinen Porenkanälen durchsetzt, und ihre stark verkalkte Oberfläche ist selten glatt, sondern meistens durch Grübchen oder auch durch Fortsätze aller Art verziert. Nicht selten sind innen kleine

Gruben für die seitlichen Augen und für die Ansatzstellen von Muskeln erkennbar, die manchmal auch außen als Höckerchen sichtbar sind, und dann ebenso wie die wechselnde Gesamtform und Verzierung systematisch verwertet werden (Fig. 342 u. 343). Da aber vor allem die fossil fast nie erhaltenen Gliedmaßen wichtig sind, ist die Einreihung der fossilen Schalen in das zoologische System vielfach nur eine unsichere.

Die meisten Muschelkrebse leben gesellig am oder im Boden seichter Meeresteile oder des Brackwassers, manche auch der Tiefsee oder des Süßwassers, nur wenige planktonisch im Meer, fossile finden sich bis in das älteste Kambrium.

Bei der einen **Unterordnung** ***Myodocopa*** hat die im übrigen sehr wechselnde Schale vorn fast immer einen Einschnitt für die zweiästige zweite Antenne, und die Innengrenze des verkalkten Randteiles läuft nahe am Rand und ihm parallel. Die ausschließlich marinen, z. T. planktonischen drei Familien kann man bis in das Obersilur, die bodenbewohnenden *Cypridinidae* (Fig. 340) sogar wahrscheinlich bis in das Untersilur zurückverfolgen.

Bei der anderen formenreicheren **Unterordnung** ***Podocopa***, die nur Bodenbewohner umfaßt, hat der Schalenrand keinen vorderen Einschnitt, ist ventral fast nie stark konvex, und der Innenrand ist ihm zum mindesten vorn und hinten in der Regel nicht parallel.

A *B*

Fig. 342. †*Beyrichia Bronni Reuter* (*F.* † *Beyrichiidae*). Obersilur (Diluvialgeschiebe), Berlin (aus F. Römer 1876). Rechte Klappe von außen. *A* $^1/_1$, *B* vergr.

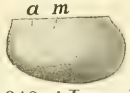


Fig. 343. †*Leperditia phaseolus Hisinger* (*F.* † *Leperditiidae*). Obersilur (Diluvialgeschiebe), Ostpreußen (aus Chmielewski 1900). Linke Klappe $^2/_1$. *a* Augenfleck, *m* Muskelfleck.

Von den fünf rezenten Familien haben die meistens glattschaligen und vor allem im Süßwasser häufigen *Cypridae* ihren ältesten Vertreter im Süßwasser in der ganz ungewöhnlich vollständig erhaltenen †*Palaeocypris* (Fig. 338) im Karbon Frankreichs. Die marinen Angehörigen der Familie aber, ebenso wie die *Cytheridae*, deren Schale in der Regel eine starke Skulptur zeigt, und die anderen lassen sich wahrscheinlich bis in das Untersilur zurückverfolgen (Fig. 341).

Viele paläozoische, vor allem devonische bis unterkambrische Formen, wie die Schalen von †*Entomis Jones*, die durch eine Vertikalfurche in der Mitte des Dorsalteiles ausgezeichnet sind, die höckerigen Schalen von †*Beyrichia M'Coy* (Fig. 342) und die glatten von †*Leperditia Rouault*, zu welchen die größten bekannten *Ostracoda* gehören (Fig. 343), und andere gaben Veranlassung zur Aufstellung besonderer Familien, deren Stellung eine fragliche ist.

4. Ordnung: Cirripedia.

Vier Unterordnungen parasitisch lebender Rankenfüßler kommen, weil sie fossil nicht oder höchstens in ihren Bohrlöchern erhaltungsfähig sind, nicht in Betracht, wohl aber die bis einige Dezimeter großen ***Thoracica***, die in allen Meeren verbreitet, mit dem Kopfende an festen Körpern, z. T. auch auf oberflächlich treibenden Hölzern und Schalen (Pseudoplankton), oder auf der Haut von Walfischen festgeheftet sind. Der kurze Körper der allermeist zwitterigen Tiere, dessen sechs Paar Rankenfüße zum Herbeistrudeln der Nahrung dienen, ist nämlich bis auf eine Ventralspalte in einen Mantel eingehüllt, der fast stets Platten

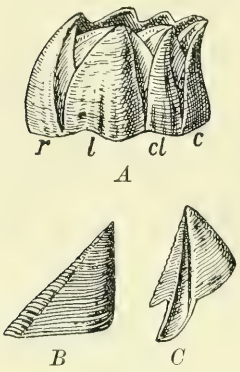


Fig. 344.

Balanus † *unguiformis Sow.* (*Tribus Operculata*).

Alttertiär (Obereocän), Insel Wight, England (aus Darwin 1854).

A Mauer seitlich $^2/_1$. *c Carina, cl Carinolaterale, l Laterale, r Rostrum. B Scutum* seitlich vergr. *C Tergum* seitlich vergr.

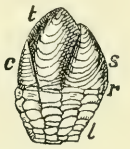


Fig. 345.

†*Archaeolepas Redtenbacheri Oppel* (*Tribus Pedunculata*).

Oberster Jura (lithogr. Schiefer), Kehlheim, Bayern (aus Zittel 1884).

Capitulum und oberster Stielabschnitt seitlich $^1/_1$. *c Carina, l* Stielschuppen, *r Rostrum, s Scutum, t Tergum.*

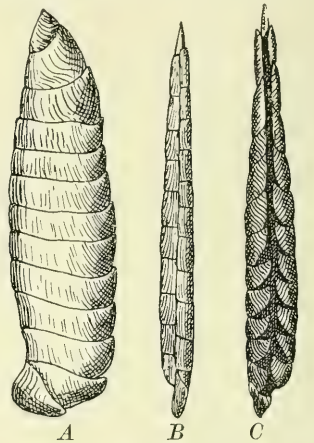


Fig. 346.

† *Lepidocoleus Sarlei Clarke* (*Tribus* † *Palaeothoracica*).

Untersilur (Caradoc, Niagara-Stufe), New York (aus Clarke 1896).

A seitlich, *B* Dorsalseite, *C* Ventralseite. $^{1,5}/_1$.

ausscheidet, die stark verkalkt sind und allmählich anwachsen, also nicht in Häutungen gewechselt werden. Es sind zwei Paare, die durch einen Adduktormuskel verbundenen *Scuta* und die *Terga* an der Ventralspalte, und eine dorsale unpaare *Carina*; Platten, die bald unten (d. h. kopfwärts) durch *Lateralia* und ein unpaares *Rostrum*, sowie durch Stielschuppen vermehrt (Fig. 345) bald bis zum Verschwinden reduziert sein können. Vor allem nach ihrer Ausbildung kann man drei Familiengruppen (Tribus) unterscheiden.

Bei den direkt mit dem Kopf festgehefteten *Operculata* bilden die *Scuta* und *Terga* einen beweglichen Deckel über der nach oben

gekehrten Ventralseite des Tieres, während die andern Platten zu einem festen Mauerring verbunden sind. Bei den *Verrucidae*, die sich bis in die obere Kreide Westeuropas zurückverfolgen lassen, sind aber die Deckelplatten z. T. unbeweglich; bei den übrigen Familien, wo sie manchmal rückgebildet sind, und wo öfters noch eine verkalkte Basalplatte vorhanden ist, zeigt die Mauer in der Regel eine für *Arthropoda* ungewöhnlich komplizierte feine Struktur. Die Tiere, welche vor allem in der Brandungszone jetzt oft in Massen vorkommen, finden sich auch nur im Tertiär und in der oberen Kreide, wenn man von fraglichen Formen im Mitteldevon Nordamerikas absieht (Fig. 344).

Der Körper der *Pedunculata*, der durch eine wechselnde Zahl nicht gelenkig verbundener Platten geschützt ist *(Capitulum)*, erhebt sich stets auf einem Stiel, der nicht selten auch mit Kalkschüppchen besetzt ist. Von den verschiedenen Formen, die man vor allem nach der Plattenzahl unterscheidet, finden sich plattenreichere schon im mittleren Jura Westeuropas, und neben ihnen im jüngeren Mesozoikum einige ausgestorbene Genera mit starken Stielschuppen (Fig. 345).

Sehr ähnliche Formen kommen aber schon im Obersilur Gotlands, und isolierte unsichere Reste bis in das Untersilur besonders Nordamerikas vor. Wahrscheinlich reihen sich dort mit zwei bis sechs Schuppenreihen gepanzerte Formen als Tribus †*Palaeothoracica* den *Thoracica* ein (Fig. 346).

5. Ordnung: † Trilobita.

Die im Äußeren etwas asselähnlichen Tiere haben ihren Namen davon, daß ihr dünner Rückenpanzer in der Längs- und Querrichtung dreigeteilt ist. Man unterscheidet nämlich ein aus fünf verschmolzenen Segmenten bestehendes Kopfschild, eine Brustregion, die 2 bis 29 bewegliche Segmente umfaßt und ein Schwanzschild *(Pygidium)*, zu dem eine sehr wechselnde Zahl von Segmenten verschmolzen ist, und es grenzen zwei mehr oder weniger deutliche dorsale Längsfurchen eine gewölbte Achse (Spindel, *Rhachis*) von nur schwach konvexen Seitenteilen (Pleuren, Pleurotergite) ab (Fig. 347).

Das meist ungefähr halbkreisförmige Kopfschild zeigt dorsal oft eine Querfurche *(Sulcus occipitalis)*, die seinem geraden Hinterrand parallel läuft und einen hintersten Teil abgrenzt, den Nackenring *(Annulus occipitalis)*, der häufig noch sehr einem Brustsegment gleicht. Auch der in seiner Ausprägung, Wölbung und Ausdehnung sehr wechselnde Achsenteil *(Glabella)* zeigt meistens noch Spuren der Segmentierung, indem er oft durch drei verschieden entwickelte Paare

von Seitenfurchen in eine vordere Stirn und drei folgende Lobenpaare geteilt ist (Fig. 347 u. 351, S. 282).

Die neben der *Glabella* liegenden Seitenteile, die Wangen, werden bei den meisten Genera durch je eine Gesichtsnaht, welche vom Hinterrand, Hintereck oder Außenrand nach vorn läuft und sich hier manchmal mit der jenseitigen vereint, manchmal auch mit ihr durch eine Quernaht verbunden ist, in eine freie und eine feste Wange geteilt.

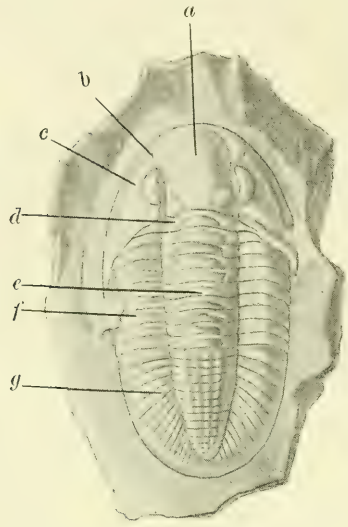


Fig. 347. † *Phillipsia gemmulifera Phillips* (*F.* † *Proëtidae*).
Unterkarbon (Kohlenkalk), Kildare, Irland (aus H. Wordward 1884).
Rückenpanzer ca. $^2/_1$. *a Glabella, b* opisthopare Gesichtsnaht, *c* freie Wange mit Auge, *d* Nackenring, *e* Spindel der freien Brustsegmente, *f* ihre Pleuren, *g* großes *Pygidium* mit noch deutlichen Segmentgrenzen.

Auf der sehr verschieden großen, festen Wange, die seitlich an die *Glabella* sich anschließt, ist besonders bei kambrischen Trilobiten eine Gesichtsleiste vorhanden, die vom Seitenrand der Stirn nach außen oder außen hinten läuft. Bei Formen ohne Naht oder mit nur sehr schmalen freien Wangen sind entweder keine Augen vorhanden, z. B. bei † *Agnostus* (Fig. 354, S. 283) oder nur am Ende der Gesichtsleiste auf der festen Wange ein oder zwei Einzellinsen *(Stemmata)*, z. B. bei *Harpes* (Fig. 335 I, S. 272, u. 355, S. 284).

Bei der großen Mehrzahl der Gruppe aber erhebt sich das Ende der Gesichtsleiste zu einem Höcker *(Lobus palpebralis)*, und an dessen, durch die Gesichtsnaht abgetrennter Außenseite, also auf der freien Wange, ist dann die Sehfläche vorhanden. Der so gebildete Augenhöcker ist sehr verschieden groß, meistens halbmondförmig oder stumpf konisch (Fig. 375, S. 285), manchmal sogar zu einem Stiel verlängert, und bei oberkambrischen und jüngeren Formen sind an seiner Sehfläche typische Facettenaugen (holochroale Augen) nachgewiesen, deren Linsenzahl von 14 bis zu Tausenden schwankt, wobei die Linsen bald bikonvex sind (Fig. 335 II, S. 272), bald prismatisch (Fig. 335 III *A, B*).

Bei der Familie der † *Phacopidae* aber erscheint jede der bikonvexen Linsen in eine Fassung der Schale eingesetzt, es sind hier also keine zusammengesetzten Facettenaugen, sondern gehäufte Einzelaugen *(Stemmata)* vorhanden (aggregiertes oder schizochroales Auge, Fig. 335 IV *A, B*).

Die kurzen, freien Brustsegmente, deren Zahl selbst bei einem Genus ein wenig variiert und zur Größe des Schwanzschildes einigermaßen in umgekehrtem Verhältnisse steht, besitzen für das vorhergehende Segment eine Gleitfläche vorn an dem Achsenteil (*Annulus*, Tergit), bei allen jüngsten und schon bei wenigen kambrischen Formen auch an jeder Pleure. Die Pleuren sind übrigens im äußeren Teile nach unten und meist auch nach hinten etwas abgebogen und zeigen gewöhnlich eine Querfurche oder einen Wulst.

Das in seiner Größe außerordentlich wechselnde Schwanzschild endlich ist in der Regel ungefähr halbkreisförmig, zeigt manchmal noch deutlich, daß es einer sehr schwankenden Zahl von Segmenten entspricht, und sein stärker gewölbter Achsenteil reicht verschieden weit nach hinten.

Dieser verkalkte, von feinen Poren durchsetzte Rückenpanzer ist oberflächlich oft durch Höckerchen oder durch Stacheln, oder auch durch manchmal tiefe Gruben verziert (Fig. 375, S. 298). Sein Rand ist stets nach innen umgeschlagen, und deshalb sind die Stacheln, in die häufig die hinteren Kopfecken (Wangenstacheln) und die Pleurenenden auslaufen, und die auch oft am Rande des Schwanzschildes sich finden, in der Regel hohl (Fig. 356, S. 284).

Unten gelenkt am vorderen Umschlage des Kopfschildes gewöhnlich die Hypostom-Platte, die der Oberlippe *(Labrum)* des Phyllopoden *Apus* ähnlich ist und ihr wohl entspricht, und häufig ein Paar augenähnliche *Maculae* erkennen läßt (Fig. 348 und 349). Sonst sind nur bei wenigen untersilurischen Formen Nordamerikas die zarte Haut der Unterseite und die Gliedmaßen genauer bekannt. Es sind außer einem Paar einfacher Antennen, die neben dem Hypostom entspringen, typische Spaltfüße, deren Innenast spitz und deren äußerer mit Borsten besetzt ist. Sie sind ziemlich gleichartig am Kopf in der Vierzahl und dann bis zum Analsegment am Schwanzende vorhanden, also sehr wenig differenziert (Fig. 350), und trugen anscheinend die Kiemen.

Fig. 348. †*Asaphus fallax Dalm.* (*F.* † *Asaphidae*).
Untersilur, Ostgotland (aus Brögger 1886).
Hypostom mit *Maculae*, hinten ausgeschnitten, am Unterrande des Kopfschildes in natürlicher Lage von unten $^3/_4$.

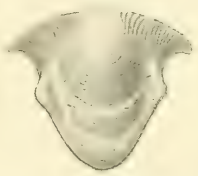


Fig. 349. †*Bronteus polyastin Ang.* (*F.* † *Brontëidae*).
Obersilur, Gotland (aus Lindström 1901).
Hypostom mit *Maculae*, hinten konvex, von unten $^3/_1$.

Die bei vielen Formen bekannte Ontogenie des Rückenpanzers beginnt mit einem 0,4 bis 1 mm langen *Protaspis*-Larvenstadium, das

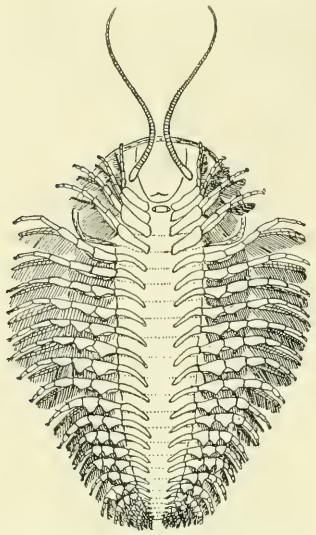


Fig. 350. † *Triarthrus Becki Green* (*F.* † *Olenidae*).
Untersilur (Uticaschiefer), New York (aus Beecher 1896).
Restauriert von unten $^{1}/_{1}$.

als erstes in seiner Größe gut zu vermutlichen kugeligen Eiern von unter 1 mm Durchmesser paßt. Die Larve hat nur ein Kopfschild mit deutlicher *Glabella* und ein winziges Schwanzschild, also nur zwei Panzerteile, wovon der vordere stets schon seine volle Segmentzahl zu umfassen scheint, während der hintere sie erst später erwirbt. Die Umwandlung bei den Wachstumshäutungen ist eine allmähliche. Sind freie Wangen und Augen vorhanden, so sind sie zuerst ganz auf den Seitenrand beschränkt und rücken dann nach innen und hinten vor. Erst nach und nach schalten sich vor dem anwachsenden Schwanzschilde die freien Brustsegmente ein, bis die volle Größe erreicht ist, die wenige mm bis über $\frac{1}{2}$ m, meistens einige cm beträgt. Geschlechtsunterschiede drücken sich übrigens vielleicht darin aus, daß man bei derselben Art öfters schmalere und breitere Formen unterscheiden kann (Fig. 351).

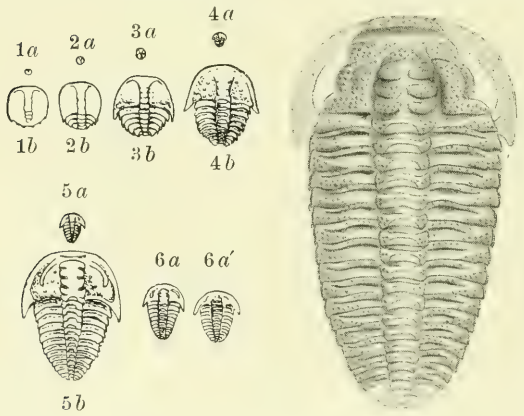


Fig. 351. † *Sao hirsuta Barr.* (1852) (*F.* † *Olenidae*).
Mittelkambrium, Skrey, Böhmen.
Rückenpanzer von oben. *A* einige ontogenetische Stadien *a* in nat. Gr., *b* vergrößert. 1 erstes *Protaspis*-Stadium, 2 zweites, Beginn des Erscheinens von Rumpfsegmenten, 3—5 weitere Stadien, 6*a*, *a′* späteres Stadium der schmalen und breiten Form der Art, *B* ausgewachsenes Exemplar der schmalen Form, freie Wangen und Schwanzschild ergänzt $^{1}/_{1}$.

Die Larven wie die erwachsenen Tiere lebten offenbar alle im Meer und bewegten sich kriechend und wohl ähnlich wie die *Phyllopoda* vor allem auf dem Rücken schwimmend fort. Da manchmal Spuren der Darmausfüllung erhalten sind, die vom Hinterrand des Hypostoms bis fast zum Ende des Schwanzschildes reichen, und keine starken Kauorgane gefunden wurden, fraßen sie wohl wie diese Schlamm und winzige Organismen. Abge-

sehen von der großen Mehrzahl der kambrischen Formen ist bei ihnen das Vermögen, sich wie die Asseln einzurollen, nachgewiesen (Fig. 352 und 353); jene sind größtenteils blind, während unter den jüngeren die so verschiedene Ausbildung der Augen eine Anpassung an mannigfaltige Lebensbedingungen beweist, wofür auch das Vorkommen in allen möglichen Facies, vor allem allerdings in Seichtwasserablagerungen, des Paläozoikums spricht. Manche blinde Formen wühlten vielleicht im Schlamm, gewisse untersilurische Formen mit riesig vergrößerten oder rückgebildeten Augen waren aber wohl Tiefseebewohner.

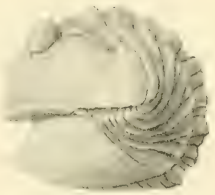


Fig. 352.
† *Asaphus expansus Dalm.* (*F.* † *Asaphidae*).
Untersilur am Wolchow, Estland (aus F. Schmidt 1901).
Eingerolltes Exemplar mit großen Augenhöckern, seitlich $^1/_1$.

Eine natürliche Einteilung der recht einheitlichen Ordnung erweist sich als sehr schwierig, da scharf trennende Unterschiede nur selten nachweisbar und die Extremitäten fast nie bekannt sind. Man verwendet die Panzerverzierung und andere Details, besonders am Kopfschild, für die Einteilung im Kleinen; die wechselnde Form des Hypostoms, der Augen, Wangen und der *Glabella* und die Zahl der Brustsegmente läßt Gattungen unterscheiden. Neben letzterer und der Größe des Schwanzschildes erscheint endlich vor allem das Verhalten der Gesichtsnähte wichtig, um jene in 15 bis 20 Familien zusammenzufassen. Sie können wiederum vor allem nach den Gesichtsnähten und der Panzerontogenie in drei allerdings kaum recht natürliche Unterordnungen verteilt werden.

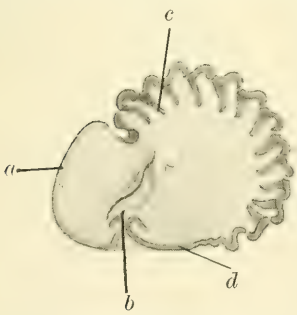


Fig. 353. † *Phacops rana Hall* (*F.* † *Phacopidae*).
Mitteldevon (Hamilton-Stufe), Ontario-Distrikt, New York (aus Hall und Clarke 1888).
Längsschnitt durch ein eingerolltes Exempl. entlang der Spindelfurche $^2/_1$. *a* Kopfschild, *b* Hypostom, *c* innere (paarige) Fortsätze der Rumpfsegmente, *d* Schwanzschild.

Die **Unterordnung *Hypoparia***, deren Angehörige wie die *Protaspis* - Larve keine oder fast ganz randliche Gesichtsnähte und höchstens Einzelaugen haben, umfaßt nur drei sehr kleine Familien. Davon sind die † *Agnostidae*, die im Kambrium und Untersilur fast aller Weltteile sich finden, durch ein sehr großes Schwanzschild und die geringste Zahl von Brust-

Fig. 354. † *Agnostus Nathorsti Brögger* (1878) (*F.* † *Agnostidae*).
Mittelkambrium (Paradoxides - Stufe), Styggedal bei Christiania, Norwegen. Rückenansicht, stark vergr.

segmenten, nämlich 2 oder 3, ausgezeichnet (Fig. 354), die † *Trinucleidae* des Silurs von Europa und Nordamerika aber durch 5 bis 6 Brustsegmente und ein kleines Schwanzschild, sowie durch Wangenstacheln.

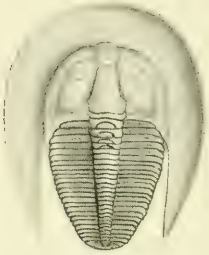


Fig. 355.
† *Harpes ungula Sternbg.* (*F.* † *Harpedidae*).
Obersilur bei Beraun, Böhmen (aus Barrande 1852). Rückenpanzer wenig ergänzt $^1/_1$. Punktaugen am Ende der Gesichtsleisten, breiter Rand mit Wangenstacheln, sehr viele Rumpfsegmente, winziges Pygidium.

Bemerkenswert ist, daß † *Trinucleus* selbst (Fig. 375, S. 298) nur in der Jugend Einzelaugen hat wie die vom Oberkambrium bis zum Unterdevon verbreiteten † *Harpedidae* zeitlebens (Fig. 335I, S. 272). Sie haben vor dem winzigen Schwanzschild die größte Zahl von Rumpfsegmenten, 25—29 (Fig. 355). Bei allen übrigen † *Trilobiten* sind nämlich 5—22, gewöhnlich nur 8—12 Brustsegmente vorhanden.

Bei der umfangreichsten **Unterordnung *Opisthoparia*** finden sich besonders im Kambrium zwar auch viele blinde Formen, und die † *Olenellidae* (Fig. 356) und † *Conocoryphidae* des Kambriums haben auch keine oder nur ganz schmale freie Wangen, die meisten typischen Angehörigen aber besitzen vom Hinterrand nach vorn laufende Gesichtsnähte, also große freie Wangen, und Fazettenaugen. Doch sind auch darunter die kambrischen † *Paradoxidae* vielleicht blind und bei den im Kambrium und Silur verbreiteten † *Asaphidae* (Fig. 335III, S. 272, 348, S. 281, u. 352, S. 283) sind z. B. manche † *Illaenus*-Arten blind. Es gehören hierher Gruppen mit großem und kleinem Schwanzschild (Fig. 351, S. 282), viele haben am Rande Stacheln, und die im Silur und Devon verbreiteten † *Lichadidae* und † *Acidaspidae* sind auch sonst besonders reich verziert. Die gleichalterigen † *Proëtidae* aber, von welchen wenige Genera noch im Karbon (Fig. 347, S. 280) und sogar im Perm der Nordkontinente verbreitet sind, besitzen eine ziemliche einfache Gestalt.

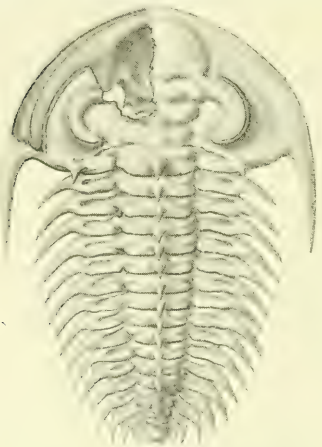


Fig. 356. † *Olenellus Kjerulfi Linnarson* (*F.* † *Olenellidae*).
Unterkambrium (Olenellus-Stufe), Ringsacker, Norwegen (aus Holm 1887). Ergänzter Rückenpanzer von oben $^1,^3/_1$. Am Kopfschild ist links ein Stück ausgebrochen, um den Randumschlag und das Hypostom zu zeigen.

Bei den † ***Proparia*** endlich, die bis auf einige oberkambrische Formen nur im Silur und Devon vorkommen, gehen die Gesichtsnähte von den Hinter-

ecken oder dem Seitenrande des Kopfschildes aus, das verschieden differenziert ist, während ihr Schwanzschild meist groß ist.

Fig. 357. † *Phacops* († *Chasmops*) *Odini Eichwaldt* (*F.* † *Phacopidae*). Untersilur, Reval, Estland (aus F. Schmidt 1881). Rückenpanzer seitlich $^3/_4$. Gesichtsnaht propar, aggregiertes Auge hochragend.

Wenige sind blind, wie gewisse † *Encrinuridae*, andere mit Facettenaugen versehen (Fig. 335 II, S. 272), die † *Phacopidae* aber, wie auf S. 280 erwähnt, mit aggregierten Augen (Fig. 335 IV *A*, *B*, 353, S. 283, und 357).

2. Unterklasse: Malacostraca.

Die wenige cm bis einige dm langen höheren Krebse haben 5 Kopf-, 8 Thorax- und außer bei einer Legion 7 Abdominalsegmente, wovon das letzte Glied *Telson* heißt, und die vorderen Panzersegmente sind sehr häufig zu einem Cephalothorax verschmolzen. Stets sind zwei Paar Antennen, die nur als Fühler dienen, und mindestens 3 Paar Mundgliedmaßen vorhanden, die Außenäste der Brustfüße sind sehr oft rückgebildet, und die Geschlechtsöffnungen liegen fast immer am 13. (♂) respektive 11. Segment (♀). Die Facettenaugen befinden sich oft auf beweglichen Stielen. Die Mehrzahl macht eine Metamorphose durch, wobei schon das erste Larvenstadium höher entwickelt ist als bei den *Entomostraca*, sehr viele haben aber eine direkte Entwicklung.

Die meisten schwimmen oder kriechen im Meere, wenige leben parasitisch, manche im Süßwasser und einige Genera auf dem Lande. Fossile finden sich schon im Kambrium.

Vor allem nach dem Fehlen oder der Ausbildung eines Cephalothorax unterscheidet man die Legionen *Arthrostraca* und *Malacostraca*, wozu noch die primitiven *Leptostraca* und *Syncarida* und die spezialisierten *Stomatopoda* kommen.

1. Legion Leptostraca.

Die *Nebaliidae*, die hauptsächlich im Schlammboden geringer Tiefen im Meere weit verbreitet sind, unterscheiden sich in manchen Merkmalen von den typischen *Malacostraca* und schließen sich den *Branchiopoda* an. Hinter dem Kopf, der gestielte Augen trägt und durch eine längsgestreckte Rostralplatte gedeckt ist, folgen je 8 Thorax- und Abdominalsegmente, welche bis auf die vier letzten zweiästige Füße haben, während das Endsegment in eine zweispitzige Gabel (*Furca*) ausläuft. Eine biegsame, seitlich herabgebogene Schale, die durch einen Quermuskel zusammengezogen wird, umhüllt den seitlich komprimierten Thorax und einige Abdominalsegmente.

Da nur das Chitinskelett der hinteren unbedeckten Segmente verkalkt, ist es nicht verwunderlich, daß man die zarten, höchstens 4 cm langen Tiere noch nicht fossil fand; vielfach faßt man aber ähnliche marine Formen, die vom Karbon bis in das Oberkambrium Europas und Nordamerikas und im Silur Australiens vorkommen, mit ihnen als *Phyllocarida* zusammen. Doch reiht man sie besser nur als † ***Archaeostraca*** an, da man ihre Gliedmaßen kaum kennt und da manche Unterschiede vor allem in der wechselnden Segmentzahl und im Endsegment bestehen.

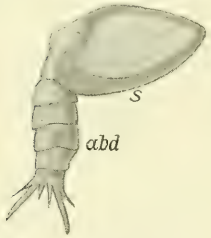


Fig. 358. † *Hymenocaris vermicauda Salter* (*O.* † *Archaeostraca*). Oberkambrium (Ffestiniog), Wales (aus Jones u. Woodward 1892). *abd* Abdomen mit 8 Segmenten und 3 Paar Schwanzstacheln, *s* Schale etwas verdrückt $^1/_1$.

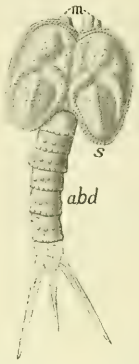


Fig. 359. † *Echinocaris socialis Beecher* (*O.* † *Archaeostraca*). Oberdevon (Chemung-Stufe), Pennsylvanien (aus Beecher 1902). Dorsalseite $^1/_1$. *abd* Abdominalsegmente, letztes ergänzt, *m* ? vorgeschobene Magenzähne, *s* zweiteilige Schale.

Den *Nebaliidae* am ähnlichsten sind darunter die ältesten, die im Oberkambrium von Wales nicht seltenen † *Hymenocaris* (Fig. 358), bei welchen aber ein Rostrum unbekannt ist. Die jüngeren formenreichen und bis einige dm großen † *Archaeostraca* haben eine verkalkte und wohl deshalb zweiklappige Schale und ein stachelförmiges Telson mit zwei eingelenkten Nebenstacheln (Fig. 359), und bei einigen, z. B. bei † *Ceratiocaris*, ist eine Rostralplatte sowie ein Paar Kauladen nachgewiesen.

Fig. 360. † *Aptychopsis primus Barr.* (1872) (*O.?Archaeostraca*). Obersilur (Stufe *E1*), Böhmen. Gewölbte Schale wenig vergr., *m* Mediannaht, *r* Einschnitt mit Rostralstück.

Ganz fragliche Reste vor allem im Devon und Silur sind endlich dünne kreisförmige oder ovale Scheibchen, die konzentrisch gestreift sind und einen dreieckigen, oft mit einem Rostralstück ausgefüllten Einschnitt und häufig noch eine Mediannaht zeigen (Fig. 360). Sie werden teils für Schalen von *Phyllocarida* oder *Phyllopoda*, teils für Deckel *(Aptychen)* von † *Goniatiten* (siehe S. 245) angesprochen.

2. Legion: Arthrostraca.

Da hier das Kopfschild nur mit einem, selten mit zwei Brustsegmenten verschmolzen ist, fehlt ein größerer Cephalothorax, und es sind sieben, beziehungsweise sechs freie Brustsegmente mit ebensoviel einfachen Beinen vorhanden, während an dem meistens wohlausgebildeten

Abdomen fünf oder sechs Paar Spaltfüße sich befinden. Bezeichnend sind auch die sitzenden Facettenaugen, und manchmal ist ein Fühlerpaar rückgebildet. Die meisten leben am Meeresboden, manche parasitisch, einige im Süßwasser und auf dem Lande. Hauptsächlich nach der Gliedmaßenausbildung trennt man zwei Ordnungen *Amphipoda* und *Isopoda*, wobei aber die fossil noch nicht nachgewiesenen marinen Scherenasseln, *Tanaidae*, einigermaßen vermitteln.

1. Ordnung: Amphipoda.

Die im Meere und Süßwasser schwimmend und springend sich fortbewegenden Krebschen haben einen seitlich zusammengedrückten Körper, an dessen gestrecktem Abdomen drei Paar Schwimm- und drei Paar griffelförmige Springfüße ausgebildet sind.

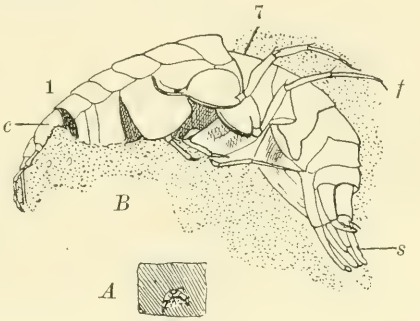


Fig. 361. † *Palaeogammarus sambiensis Zaddach* (1864) (*F. Gammaridae*).
Alttertiär (Bernstein), Ostpreußen.
A Bernsteinstück mit dem Fossil $^1/_1$, *B* Krebs mit dem ihn etwas verhüllenden Sand seitlich, vergr. *c* Kopf mit Antennen, 1 und 7 erstes und siebentes freies Brustsegment, *f* Brustfüße, *s* Springfüße.

Fossil sind sie nur äußerst dürftig vertreten, indem nur nahe Verwandte von Süßwasserformen im Tertiär Deutschlands, (Bernstein in Preußen und Oeningen bei Konstanz) als Unika nachgewiesen sind (Fig. 361). Die wenigen Reste, die man aus dem Paläozoikum Europas und Nordamerikas dazu rechnet, sind alle ganz unsicher und unbestimmbar, z. B. † *Prosoponiscus* im Perm (Zechstein) Thüringens und Englands.

2. Ordnung: Isopoda.

Die formenreicheren Asseln zeichnen sich durch einen gewöhnlich dorsoventral abgeplatteten Körper mit meist kurzem Abdomen und breitem Telson aus, und an ihren abdominalen Spaltfüßen sind Organe zur Wasser- oder Luftatmung vorhanden. Die rezenten, meistens im marinen Seichtwasser, z. T. parasitisch, auch im Süßwasser und auf dem Lande lebenden Formen sind nur 5—40 mm lang, wenige Tiefseebewohner aber bis 27 cm.

Vor allem nach der Ausbildung der abdominalen Gliedmaßen unterscheidet man mehrere Familiengruppen, die seltenen fossilen sind aber fast nur durch Rückenpanzer in Europa vertreten.

Von Landasseln, *Oniscoidea*, wurden Angehörige lebender Genera beinahe ausschließlich im alttertiären Bernstein Ostpreußens nachge-

wiesen. Alle übrigen einigermaßen bestimmbaren Fossilien lassen sich in die Gruppe der *Flabellifera* einreihen, wo die Spaltfüße des vorletzten Segmentes, die Uropoden, mit dem Telson eine Schwanzflosse bilden, und zwar gehören sie wohl fast sämtlich den *Cymothoidae* und *Sphaeromidae* an, deren Abdominalsegmente öfters verschmolzen sind, so daß der Rückenpanzer manchmal sehr dem von † *Trilobita* gleicht (Fig. 362). Sie finden sich sehr selten in marinen Schichten des Tertiärs, der Kreide und des oberen Jura und wohl schon der oberen Trias, in Genera, die anscheinend wenig von rezenten abweichen, z. T. aber in auffällig großen (5—15 cm langen) Formen. Im lithographischen Schiefer (oberster Jura) Frankens kommt daneben aber noch das Genus † *Urda* als Vertreter einer ausgestorbenen Familie † *Urdaidae* vor, mit fünf freien Brust- und sieben Abdominalsegmenten und einer großen Schwanzflosse (Fig. 363).

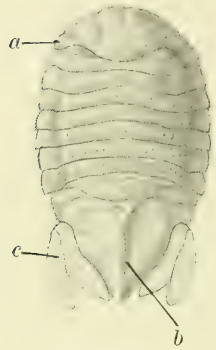


Fig. 362.

† *Cyclosphaeroma trilobatum H. Woodw.* (1898) (*F. Sphaeromidae*).

Oberster Jura (Purbeck-Schichten), Aylesbury, England.

Rückenpanzer $^3/_4$. *a* Auge, *b* großes Telson, *c* ergänzte Uropoden.

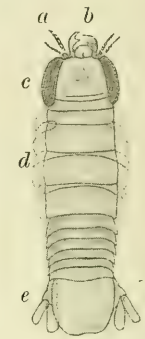


Fig. 363. † *Urda rostrata Münst.* (*F.* † *Urdaidae*).

Obersters Jura (lithographische Plattenkalke), Solnhofen, Mittelfranken (aus Kunth 1870).

Rückenpanzer mit Uropoden und Kopfgliedmaßen, etwas ergänzt, vergr. *a* Antennen, *b* Mundgliedmaßen, *c* sehr große Facettenaugen, *d* Seitenschilder (Epimeren), *e* Uropoden.

Im Tertiär (Eocän) Westeuropas und oberen Jura (Purbeck) Englands finden sich kleine *Sphaeromidae*, z. B. † *Eosphaeroma*, übrigens auch in Süßwasserablagerungen. Vereinzelte sehr große Reste in Süßwasser- und Binnenmeerablagerungen des europäischen Paläozoikums, wie † *Arthropleura* im Oberkarbon von Saarbrücken und Commentry (Frankreich) sind aber noch zu ungenügend bekannt, um eine sichere Einreihung zu erlauben.

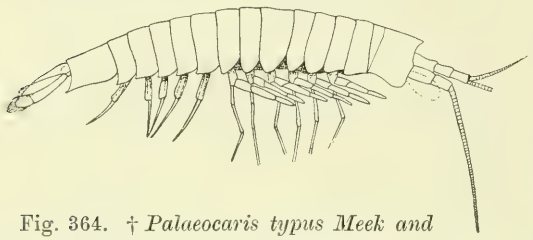


Fig. 364. † *Palaeocaris typus Meek and Worthen* (*F.* † *Palaeocaridae*).

Oberkarbon (Mazon Creek), Illinois (nach Kingsley aus Packard 1885).

Stark vergrößerte Rekonstruktion. Auch am Abdomen sind Spaltfüße.

3. Legion: Syncarida.

Gestreckte, höchstens 85 mm lange Süßwasserkrebse gleichen im Mangel eines Cephalothorax und in den bei einem Genus ungestielten Augen den *Arthrostraca*, in den Fühlern und in der Schwanzflosse

(Telson und Uropoden) sowie in den gestielten Augen der zwei anderen rezenten Genera langschwänzigen *Thoracostraca*. Hinter dem kurzen Kopf, an dem eine Nackenfurche oder bei manchen fossilen eine Segmentgrenze anscheinend ein erstes meist kurzes Brustsegment abgrenzt, folgen sieben gleichartige freie Brustsegmente, und ihr gestrecktes Abdomen hat wohl stets sieben freie Segmente, fast alle mit Spaltfüßen. Davon enden die Brustfüße mit Klauen und sind gleichartig, außer daß die vordersten manchmal raubfußartig stärker (Fig. 334, S. 271) und die hintersten einästig sind.

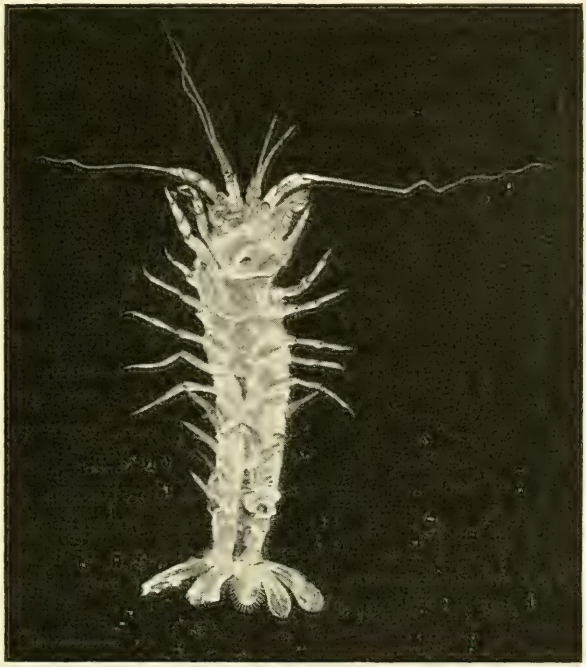


Fig. 365. †*Gasocaris Krejcii A. Fritsch* (*F.* †*Gasocaridae*). Oberkarbon (Steinkohlenschichten), Nürschan, Böhmen (genau nach dem Orig. in München). Unterseite $^2/_1$.

An die wenigen im Süßwasser Tasmaniens und Südaustraliens lebenden Genera schließen sich eng einige ebenso kleine und artenarme in oberkarbonischen Süßwasserablagerungen von Illinois (Fig. 364) und Großbritannien an, bei welchen aber keine Augen gefunden sind. Bei den anderen 2 bis 85 mm langen Formen, die auch in Süßwasserschichten des Oberkarbons von Illinois und Böhmen (Fig. 365) und des unteren Perms von Westdeutschland (Fig. 334) und Frankreich in sehr wenig Arten gefunden sind, konnte man aber weder Augen noch Außenäste der Brustfüße nachweisen. Doch hat ja auch eine der lebenden Gattungen winzige ungestielte Augen und weniger gespaltene Füße, und die Außenäste der Brustfüße sind auch sonst zart, also nicht gut erhaltungsfähig.

4. Legion: Thoracostraca.

Bei den höchst stehenden Krebsen überdeckt der Cephalothorax alle oder doch die meisten Brustsegmente, die zusammengesetzten

Augen befinden sich auf beweglichen Stielen, die ersten Antennen haben zwei oder mehr Geißeln, die zweiten nur eine und daneben oft eine Schuppe, und hinter den drei Kieferpaaren sind ein bis drei Paar Kieferfüße als Übergang zu den gespaltenen oder einfachen Brustfüßen vorhanden, an welchen fast stets die Kiemen sich befinden und deren vorderste meistens in Scheren enden.

Fünf Paar zweiästige Abdominalfüße *(Pleopoden)* dienen zum Schwimmen, zum Eierschutz (♀) oder auch z. T. zur Begattung (♂), während das sechste Paar, die meist platten Uropoden, mit dem Telson die Schwanzflosse bilden (Fig. 367).

Meistens sind die Geschlechtsunterschiede deutlich ausgeprägt und ist in der Entwicklung eine Metamorphose ausgesprochen. Die große Mehrzahl bewohnt als gute Schwimmer und Läufer das Meer, einige auch das Süßwasser und Festland, fossile finden sich als Unika schon im Oberdevon.

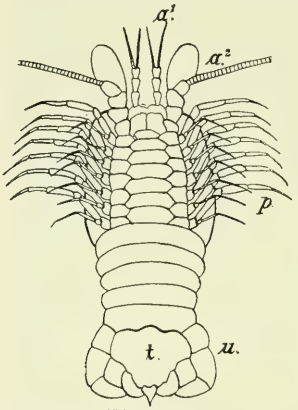


Fig 366.
† *Pygocephalus Cooperi Huxley* (*O. Schizopoda, U. O. ? Mysidacea*).
Oberkarbon (Kohlenschichten), England (aus H. Woodward 1907). Rekonstruktion der Unterseite eines Männchens $^1/_1$. a^1 erste, a^2 zweite Antenne, *p* Brustspaltfüße, *t* Telson, *u* Uropoden.

Vor allem nach der Ausbildung des Cephalothorax und der Brustfüße kann man die Ordnungen ***Cumacea,*** *Schizopoda* und *Decapoda* unterscheiden. Davon sind aber die ersteren, die durch die geringe Größe des Cephalothorax und den Mangel gestielter Augen zu den *Arthrostraca* und †*Syncarida* vermitteln, infolge fester Panzerverkalkung zwar fossil erhaltungsfähig, aber wohl wegen ihrer geringen Größe (meist unter 5 cm) noch nicht nachgewiesen.

2. Ordnung: Schizopoda.

Noch ungünstigere Erhaltungsbedingungen bieten die im Meere weit verbreiteten auch kleinen und gestreckten Spaltfüßler, da ihr Cephalothorax zwar groß und mit mehr oder weniger Brustsegmenten verschmolzen, aber meistens zart ist. Als gute Schwimmer sind sie durch ziemlich gleichartige Brustspaltfüße und eine starke Schwanzflosse ausgezeichnet.

Wahrscheinlich ist der 4 cm lange †*Pygocephalus Huxley* (Fig. 366) ihnen als Angehöriger der Unterordnung *Mysidacea* zuzurechnen. Er kommt im englischen Oberkarbon vor und war ebenso wie nur eine nordische rezente Art ein Süßwasserbewohner.[1])

1) Weitere karbonische Formen Schottlands gehören nach einer dem Autor

3. Ordnung: Decapoda.

Infolge der Entwicklung von drei Paar Kieferfüßen sind 5 Paar einfache Gehfüße für die Gruppe bezeichnend. Davon ist das vorderste in der Regel groß und mit rechts und links oft recht verschieden starken Scheren bewaffnet. Der stark oder nur teilweise, z. B. bei *Calianassa* (Fig. 369, S. 293), nur an diesen Scheren fest verkalkte Panzer besteht aus einem Cephalothorax, der alle Brustsegmente mit umfaßt, jederseits die Kiemenhöhle umschließt, vorn oft in ein medianes Rostrum zuläuft und bei größeren Formen durch charakteristische Furchen in Regionen geteilt erscheint, die inneren Organen

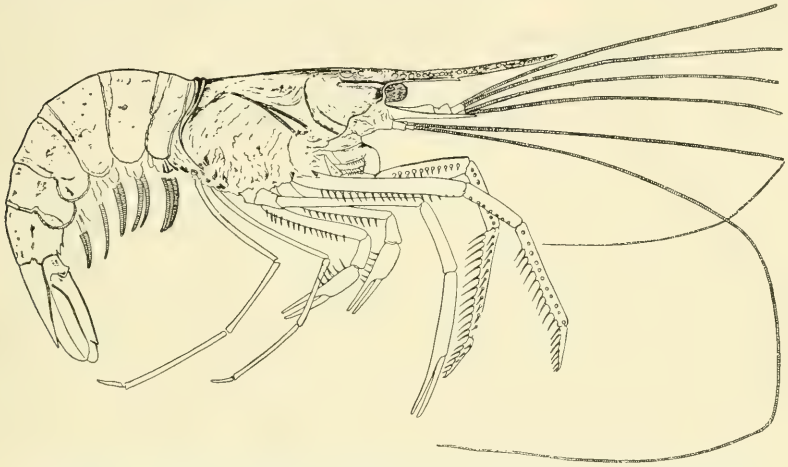


Fig. 367. † *Aeger tipularius Schloth.* (*U. O. Natantia, F. ?Stenopidae*).
Oberster Jura (lithographische Schiefer), Mittelfranken (aus Oppel 1862). $^1/_2$.

entsprechen (Fig. 371, S. 294). Das Abdomen ist bald gestreckt, bald etwas rückgebildet.

Die äußerst formenreiche Ordnung umfaßt hauptsächlich marine Bodenbewohner in allen Breiten und Tiefen, wenige Hochseeschwimmer und Landbewohner, aber eine Anzahl Süßwasserkrebse und weist wenige mm bis über $^1/_2$ m lange oder breite marine Angehörige auf. Nach der mit der Fortbewegungsweise zusammenhängenden Körperausbildung kann man zwei Unterordnungen ***Natantia*** und *Reptantia* unterscheiden.

Als gute Schwimmer sind die ersteren, die Garneelen, gestreckt,

leider nicht zugänglichen Monographie (Peach: Monograph on the higher *Crustacea* of the carboniferous rocks of Scotland. Mem. geol. Surv. Great Britain, London 1908) auch zu dieser übrigens ziemlich heterogenen Ordnung.

seitlich komprimiert, nicht sehr dick gepanzert und mit wohlentwickeltem Abdomen und Schwimmfüßen daran versehen. Marine Vertreter der drei Familiengruppen, die vor allem nach der Scherenausbildung des dritten Brustfußpaares unterschieden werden und einige Formen mit Resten von Außenästen der Brustfüße umfassen, finden sich fossil besonders in Europa bis zum Jura zurück (Fig. 367), *Penaeidae* mit drei gleichstarken Scherenfußpaaren wohl schon in der Trias der Alpen, einer auch in der unteren deutschen Trias.

Wenige Zentimeter lange Panzer, die allerdings wegen Unbekanntschaft der Gliedmaßen z. T. ebensogut *Schizopoda* zuzurechnen wären, fand man übrigens schon im marinen Unterkarbon Schottlands († *Crangopsis*) und im Oberdevon von Ohio († *Palaeopalaemon*) als älteste Reste von Garneelen ähnlichen *Thoracostraca*.

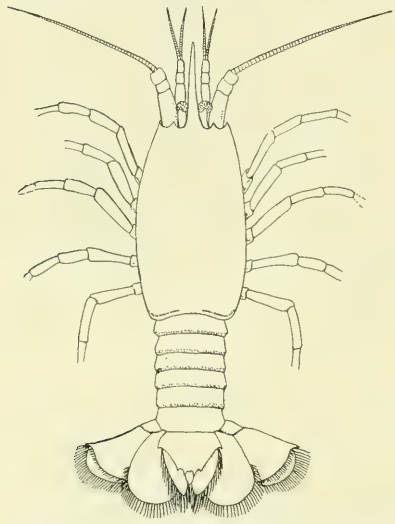


Fig. 368. † *Anthrapalaemon gracilis Meek and Worthen* (*U. O. Reptantia, F.* † *Anthrapalaemonidae*).
Oberkarbon (Phosphatknollen), Mazon Creek, Illinois (abgeändert nach Kingsley aus Packard 1885). Vergrößerte Rekonstruktion.

Bei der viel größeren **Unterordnung** der ***Reptantia,*** die vor allem kriechend sich fortbewegen, ist der Körper nicht seitlich zusammengedrückt, das erste Abdominalsegment verkürzt, und es sind keine Schwimm-, sondern kräftige Gehfüße entwickelt. Vor allem nach der Ausbildung des Abdomens und seiner Gliedmaßen kann man drei Hauptgruppen trennen. Die der langschwänzigen Krebse *Macrura* umfaßt wieder mehrere Familiengruppen, welche hauptsächlich in den Gehfüßen sich unterscheiden und alle schon reichlich aus dem Mesozoikum, weniger aus dem Tertiär bekannt sind.

Die jetzt nur in der Tiefsee in wenigen Formen vertretenen *Eryonidae* mit flachem Cephalothorax sind am besten im obersten Jura Europas (Fig. 374, S. 296) und vielleicht schon in der alpinen Trias entwickelt, und ihnen schließt sich in manchem der einzige Vertreter seiner ausgestorbenen Familie, der kleine † *Anthrapalaemon* an, ein mit zartem Cephalothorax und fünf gleichartigen Gehfüßen versehener Süßwasserkrebs des Oberkarbons von Großbritannien und Nordamerika (Fig. 368).

Die gegenwärtig auch im Süßwasser vertretenen *Nephropsidea*, wie jene mit Scheren an den ersten drei Brustfüßen, aber mit zylindrischem Kopfbrustpanzer bewehrt, finden sich in ausgestorbenen marinen Genera auch schon in der deutschen Trias. Dort, wie in Jura und Kreide, in der alpinen Trias und in sehr dürftigen Resten auch im Perm Siziliens sind Formen mit auffällig stark skulptiertem Panzer verbreitet, die als † *Glyphaeidae* zusammengefaßt (Fig. 376, S. 298) durch Verlust der Scheren der Brustfüße zu den marinen festgepanzerten *Loricata* überleiten, deren Brustfüße scherenlos sind, und die sich schon im Jura wohl vertreten vorfinden. Dagegen sind die marinen *Thalassinidea* infolge ihrer schwachen Panzerung fast nur durch ihre starken Scheren bis in den obersten Jura Europas zurück zu verfolgen (Fig. 369).

Fig. 369. *Calianassa* † *isochela H. Woodw.* (1876) (*U. O. Reptantia, F. Calianassidae*).
Oberer Jura (Kimmeridge), Sussex, England.
Cephalothorax verschoben, Schwanzflosse ergänzt $^1/_1$.

Ebenfalls schwach ist die kleine zweite Hauptgruppe *Anomura*, bei welchen die Schwanzflosse nach vorn umgeschlagen und ebenso wie das letzte Gehfußpaar meistens schlecht ausgebildet ist, mit der Familie

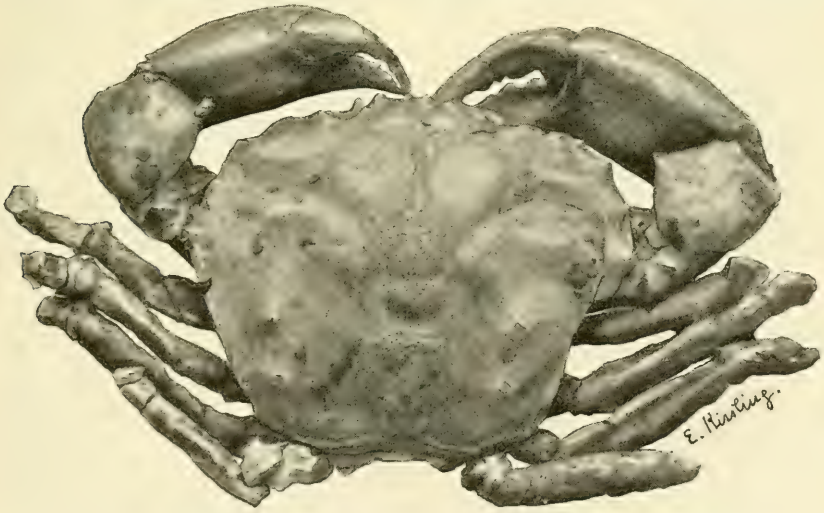


Fig. 370. *Geryon* † *nova species* (*U. O. Reptantia, F. Geryonidae*).
Unteroligocän, Helmstedt bei Braunschweig (Orig. in München).
Brauneisensteinkern mit wenigen Panzerresten $^2/_3$ ca.

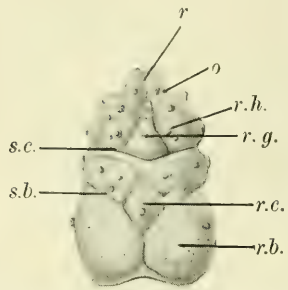


Fig. 371. † *Prosopon ornatum H. v. Meyer* (1860) (*U. O. Reptantia, F.* † *Prosoponidae*). Oberer Jura, Örlinger Tal bei Ulm, Württemberg. Cephalothorax vergr. *o Orbita, r Rostrum, r.b. Regio branchialis, r.c. Regio cardiaca, r.g. Regio gastrica, r.h. Regio hepatica, s.b. Sulcus branchialis, s.c. Sulcus cervicalis.*

der *Galatheidae* im Tertiär, der obersten Kreide und dem obersten Jura Europas vertreten.

Dagegen ist die formenreiche letzte Hauptgruppe, die Krabben, *Brachyura,* in all ihren Familiengruppen, die hauptsächlich nach der Ausbildung des Vorderrandes des Cephalothorax unterschieden werden, fossil vielfach in Europa, aber noch an wenigen anderwärtigen Fundorten nachgewiesen worden. Bei ihnen ist das kurze, bei den Männchen schmale Abdomen unter die breite dorsoventral platte Brustregion eingeschlagen, die Schwanzflosse verkümmert, und der Cephalothorax hat vorn Gruben für die inneren Antennen und die Augenstiele (Fig. 370).

Von den wenigen Landbewohnern sind allerdings noch keine und von den Süßwasserkrabben fast nur im Miocän von Öningen bei Konstanz wenige fossil gefunden, marine Seichtwasserbewohner aber sehr viele. Auch die ausgestorbenen Genera lassen sich in rezente Familien einreihen, und so sind alle Tribus bis in das Tertiär oder in die obere oder mittlere Kreide zurückzuverfolgen. In der unteren Kreide und dem mittleren, vor allem aber dem oberen Jura Europas sind als älteste gesicherte, wenn auch in den Gliedmaßen fast ganz unbekannte Krabben die kleinen † *Prosoponidae* (Fig. 371) verbreitet, die den primitivsten, die Tiefsee bewohnenden *Dromiacea* sehr nahe stehen. Denn kleine, den Kopfbrustpanzern von Krabben sehr ähnliche Reste im Perm Siziliens und Thüringens sind nicht sicher bestimmbar.

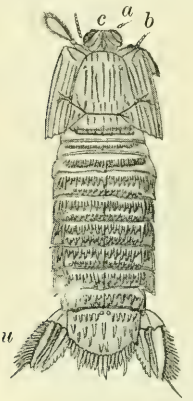


Fig. 372. † *Sculda pennata Münster* (*O. Stomatopoda, F.* † *Sculdidae*). Oberster Jura (lithographische Schiefer), Solnhofen, Mittelfranken (aus Kunth 1870). Rückenseite des Panzers $^{2}/_{1}$, mit einigen Kopfgliedmaßen und den Uropoda *u. a* erste, *b* zweite Antenen, *c* Rostrum.

5. Legion: Stomatopoda.

Die gestreckten Raubkrebse schließen sich zwar im Besitz eines zarten kurzen Cephalothorax, der allerdings vier bis fünf Brustsegmente frei läßt, in den Stielaugen, Antennen und der Schwanzflosse langschwänzigen *Thoracostraca* an, aber der vorderste Teil des Panzers ist abgegliedert, von den fünf Paar Kieferfüßen ist das zweite als starke Raubfüße diffe-

renziert, dahinter folgen zum Schwimmen dienende Spaltfüße, und das Abdomen ist ungewöhnlich stark ausgebildet.

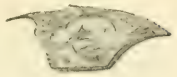


Fig. 373. † *Pseuderichthus cretaceus Dames* (1886). Oberste Kreide, Sahel Alma im Libanon, Syrien. Cephalothorax wahrscheinlich einer Larve eines *Stomatopoden*, seitlich platt gequetscht $^1/_1$.

Die wenigen lebenden Formen sind zwar gute Schwimmer, halten sich aber im Gegensatz zu ihren pelagischen Larven an den Küsten wärmerer Meere als Bodenbewohner auf. Sichere fossile sind sehr selten im Alttertiär (Eocän), in der obersten Kreide und im obersten Jura Europas und in der obersten Kreide des Libanon gefunden worden (Fig. 372 und 373). Letztere zwei Fundorte lieferten ausgestorbene Genera, die sich in den Uropoden von den lebenden unterscheiden und kleiner (1—4,5 cm lang) sind als die känozoischen, unter welchen die lebenden am größten sind (4—34 cm lang).

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Krebse.

Die *Crustacea* spielen jetzt in allen Breiten und Tiefen der Meere, manche auch im Brack- und Süßwasser eine sehr große Rolle, Landbewohner sind allerdings nur wenige *Isopoda* und *Decapoda*. Sehr viele treten auch in erstaunlicher Individuenmenge auf, und nach dem Tode und bei den Häutungen können ihre großenteils festen Panzer sich anhäufen.

Andrerseits aber zerkleinern zahlreiche räuberische und aasfressende Krebse mit ihren Scheren und ihrem Gebiß fremde Tiere und deren Leichen, wie auch diejenigen eigener Verwandter, und jenen der Erhaltung günstigen Umständen steht weiterhin entgegen, daß nicht nur sehr viele weichhäutige und zarte Formen fossil nicht zu finden sind, sondern auch, daß die so sehr wichtigen und mannigfach differenzierten Gliedmaßen nur bei größeren *Decapoda* häufiger und selbst hier fast ausschließlich in feinkörnigen, kalkigen und speziell in plattigen Gesteinen, sonst aber nur ganz ausnahmsweise genügend gut erhalten sind.

In der Regel kennt man also nur Reste der verkalkten Rückenpanzer; so findet man von † *Trilobita* meistens nur isolierte Kopf-, Brust- und Schwanzschilder, und an ersteren fehlen sehr häufig noch dazu die freien Wangen, von *Cirripedia* kommen am häufigsten einzelne Platten vor und von *Decapoda* Kopfbrustpanzer und isolierte Scheren; vollständige Panzer dagegen sind Seltenheiten. Deshalb ist unsere Kenntnis auch der wohl erhaltungsfähigen fossilen Krebse noch eine recht unzureichende, um so mehr als von außerhalb Europas und Nordamerikas noch nicht allzuviele beschrieben worden sind. Eine größere

Rolle längere Zeit hindurch spielen überhaupt nur die *Decapoda*, *Ostracoda* und † *Trilobita*.

Im Tertiär finden wir keine tiefgehenden Unterschiede von der Gegenwart. Neben der reichen marinen Seichtwasserfauna kennen wir Süßwasser bewohnende *Ostracoda*, deren Schälchen ebenso wie die von marinen auch in älteren Formationen öfters gesteinsbildend auftreten, einige *Malacostraca* und wenige *Estheriae* und sogar vereinzelte landbewohnende *Isopoda*.

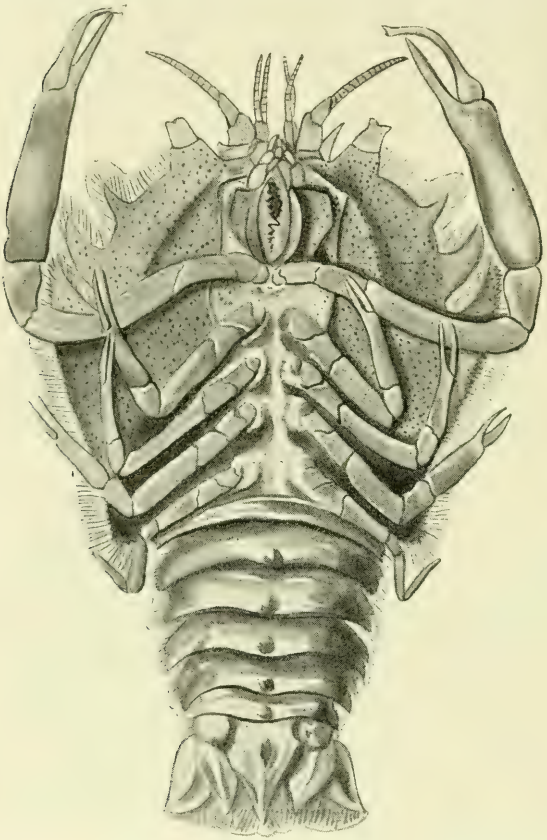


Fig. 374. *Eryon* † *arctiformis Schloth.* (*U. O. Reptantia*, *F. Eryonidae*).
Oberster Jura (lithographische Schiefer), Mittelfranken (aus Peiser 1904), Bauchseite $^2/_3$.

Im Alttertiär sind *Cirripedia* schon ziemlich selten, und unter den *Malacostraca* treten ausgestorbene Genera hervor. Die allein auch in außereuropäischen Fundorten der alten Welt zahlreicher gefundenen Krabben lassen übrigens schon einige tiergeographische Verhältnisse erkennen, so scheint z. B. † *Lobocarcinus* und † *Typilobus* charakteristisch für das mitteleocäne *Nummuliten*-Mittelmeer (Tethys) zu sein, aus dessen Bereich man überhaupt die meisten fossilen Krabben kennt, während das alttertiäre † *Coeloma* von Norditalien über ganz Deutschland bis Ostgrönland verbreitet ist (s. die Karte auf S. 41).

Im Mesozoikum fand man *Crustacea* besonders in der oberen Kreide und dem obersten Jura; *Cirripedia*, *Isopoda*, Krabben und *Stomatopoda* lassen sich bis ungefähr in die Mitte der Ära noch nach-

weisen, aus der Trias aber sind nicht viele Krebse bekannt, insbesondere auffällig wenige *Ostracoda*, u. a. noch keine *Cypridinidae*.

Von biologischem und tiergeographischem Interesse ist, daß in der germanischen und südafrikanischen Trias *Branchiopoda* in Süßwasserschichten und in ersterer auch mit der Brachiopoden-Gattung *Lingula* (s. S. 183) zusammen in Binnenmeerablagerungen (Muschelkalk) vorkommen, ferner daß die an sich nicht häufigen *Cirripedia pedunculata* manchmal auf *Ammoniten*-Schalen angeheftet sich finden, auf denen sie wohl, ebenso wie ihre jetzigen Verwandten an Treibhölzern, als „Pseudoplankton" mit den Meeresströmungen herumtrieben. Weiterhin ist wichtig, daß die *Eryonidae*, die jetzt nur in der Tiefsee leben, damals im Seichtwasser nicht selten waren (Fig. 374), daß sich die Verwandten jetziger tiefseebewohnender *Dromiaceen*-Genera, die †*Prosponidae*, ähnlich verhalten, und daß in einer Seichtwasserschicht der obersten Kreide Böhmens (Priesener Schichten) ein Verwandter des Tiefseekrebses *Thaumastocheles (Nephropsidea)* vorzukommen scheint.

Aus dem Perm und Karbon sind zwar mit Ausnahme der *Ostracoda* nicht allzuviele Krebse, aber dafür besonders interessante Formen bekannt geworden, worunter leider die wenigen marinen, abgesehen von den auch nicht zahlreichen jüngsten †*Trilobita* und †*Archaeostraca*, noch sehr ungenügend bekannt und nur in Europa und Nordamerika nachgewiesen sind.

Besonders beachtenswert erscheinen die ebenda im unteren Perm und Oberkarbon gemachten Funde von Süßwasserkrebsen, den ältesten Süßwasser bewohnenden *Ostracoda*, fraglichen *Isopoda*, den *Syncarida*, *Schizopoda* und einem wenig spezialisierten *Macruren*.

Im älteren Paläozoikum finden sich zwar noch Krebse, die sich ziemlich eng an rezente anschließen, vor allem *Ostracoda*, in Binnenablagerungen des Devons (Oldred Sandstein) auch die ältesten *Estheriidae* und ein fraglicher *Isopode*, sowie im marinen Devon Nordamerikas die ältesten unsicheren *Decapoda* und *Operculata* und im Silur *Pedunculata* und ähnliche *Cirripedia*. Es herrschen aber in großer Individuen- und Formenmenge ausgestorbene Familien der *Ostracoda*, die †*Trilobita* und daneben †*Archaeostraca*. Bei den †*Trilobita*, welche im Untersilur und Kambrium am meisten hervortreten, sind die mannigfachen Differenzierungen der Augen besonders interessant (s. Fig. 335, S. 272). Sie erscheinen im Untersilur am vielseitigsten, hier kommt nämlich neben Formen mit aggregierten Augen *(†Phacopidae)* und vielen mit mannigfachen Facettenaugen sowie einigen blinden der ontogenetisch blind werdende †*Trinucleus* (Fig. 375, S. 298) und †*Aeglina (†Asaphidae)* mit Riesenaugen vor.

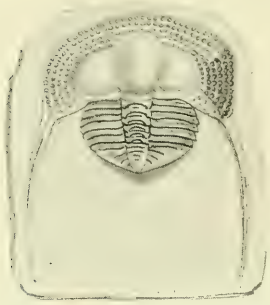


Fig. 375. † *Trinucleus ornatus Sternbg.* (*O.* † *Trilobita, F.* † *Trinucleidae*).
Untersilur, Trubin, Böhmen (aus Barrande 1852).
Abdruck des Rückenpanzers $^1/_1$. Nur rechts ist ein Teil des grubigen Kopfschildrandes erhalten.

Bei den dargelegten Erhaltungsverhältnissen und da so verschiedene Gruppen wie *Ostracoda* und †*Trilobita* und vielleicht auch *Branchiopoda* und † *Archaeostraca* schon im Kambrium völlig getrennt und differenziert auftreten, und die ältesten Vertreter der anderen Gruppen fast alle höchst unvollkommen bekannt sind, ist von einer Stammesgeschichte der *Crustacea* höchstens in Anfängen innerhalb einzelner Ordnungen und in der Erkenntnis einiger Gesetzmäßigkeiten die Rede.

Auffällig ist zunächst die große Konstanz vieler Formen, so sind von *Branchiopoda Apus* schon in der Trias, *Estheria* im Devon vorhanden, mehrere Genera der *Ostracoda* gehen in das Paläozoikum zurück, der plattenreiche *Pollicipes (Pedunculata)* bis in den mittleren Jura und überhaupt so eigentümlich spezialisierte Krebse wie die festsitzenden *Cirripedia* bis in das ältere Paläozoikum. Auch manche Genera der † *Trilobita* sind sehr langlebig, z. B. ist der auch räumlich weitverbreitete † *Proëtus († Proëtidae)* vom Silur bis Perm, unter den *Decapoda Macrura* †*Glyphaea* (Fig. 376) fast im ganzen Mesozoikum nachgewiesen, und *Limuparus* (= †*Podocrates, Tribus Loricata*), der jetzt nur bei Japan lebt, war in der oberen Kreide von Kanada und Westeuropa verbreitet. Ferner haben sich manche *Eryonidae* seit dem Jura kaum verändert und gewisse oberkarbonische *Syncarida* sind rezenten sehr ähnlich.

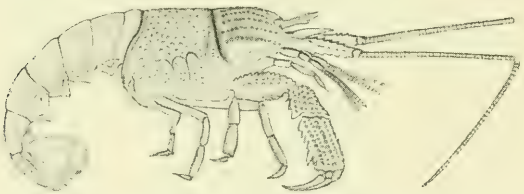


Fig. 376. †*Glyphaea pseudoscyllarus Schloth.* (*U. O. Reptantia, F.* † *Glyphaeidae*).
Oberster Jura (lithographische Schiefer), Solnhofen, Mittelfranken (aus Oppel 1862). $^1/_1$.

Die meisten Genera der † *Trilobita* und *Malacostraca* scheinen aber zeitlich und auch räumlich nur eine begrenzte Verbreitung zu haben, und deshalb sind die im älteren Paläozoikum in außerordentlicher Häufigkeit auftretenden † *Trilobita* großenteils vorzügliche Leitfossilien. Sie erweisen sich auch zur Abgrenzung tiergeographischer Provinzen sehr gut brauchbar, da ihre Arten fast alle nur in beschränkten Gebieten vorkommen.

Wichtig ist, daß zuerst so primitive Krebse wie † *Trilobita* und

Ostracoda herrschen und schon im Untersilur einen Höhepunkt erreichen, und daß daneben nur †*Archaeostraca*, Formen, die einigermaßen von *Branchiopoda* zu *Malacostraca* vermitteln, eine Rolle spielen, während echte *Malacostraca* erst später erscheinen und nicht früher als im Mesozoikum hervortreten. Ebenso bedeutungsvoll ist, daß die kleinen, Süßwasser bewohnenden *Syncarida* und *Schizopoda*, die in so mancher Beziehung zwischen den höheren *Malacostraca* vermitteln, im Oberkarbon reicher entwickelt waren, und daß erstere gegenwärtig nur noch in ganz wenigen Vertretern in Australien vorkommen.

Eine Gesetzmäßigkeit läßt sich weiterhin jetzt schon auch bei den *Crustacea* im Größenwachstum erkennen, indem nämlich die größten Formen zur Zeit des Höhepunktes einer Gruppe oder nach ihr auftreten, und die älteren kleiner sind als ihre wahrscheinlichen Nachkommen. So finden sich die größten bis über 20 mm langen *Ostracoda* (†*Leperditia*) und mehrere Dezimeter lange †*Archaeostraca* im Silur und ein über 700 mm langer Trilobit, †*Urolichas*, bemerkenswerterweise ein Angehöriger der †*Lichadidae*, die durch Stachelausbildung besonders spezialisiert sind, im Untersilur Portugals. Dagegen sind alle paläozoischen *Syncarida*, *Schizopoda* und *Thoracostraca* und die präkretazischen Krabben höchstens wenige Zentimeter lang, und bei den allerdings wenigen *Stomatopoda* läßt sich ein allmähliches Größerwerden sehr gut zeigen.

Nur bei den *Isopoda* besteht eine Ausnahme in den fraglichen paläozoischen Formen und darin, daß alttertiäre und jungmesozoische Seichtwasserformen größer sind als die jetzigen.

Ob sich von den †*Trilobita*, die nach dem Untersilur ganz allmählich an Formen- und Individuenmenge abnehmen und zuletzt in wenigen nicht spezialisierten und sehr langlebigen Genera ausklingen, andere Krebsgruppen (und vielleicht auch die *Merostomata*) ableiten lassen, steht noch dahin. Denn sie erweisen sich zwar in vielem, z. B. in den ziemlich gleichartigen Spaltfüßen und der wechselnden Segmentzahl, als echte niedere Krebse und gleichen in ihren Gliedmaßen *Copepoda*, in gewissen Kopfteilen dem *Branchiopoden Apus* und im Rückenpanzer manchen Asseln. Aber sie sind im Bau der Augen und in den verschmolzenen Kopf- und Schwanzsegmenten spezialisiert, haben die eigentümlichen *Protaspis*-Larven und meistens Gesichtsnähte und nur ein Paar Antennen, und endlich sind irgendwelche Übergangsformen noch nicht gefunden.

Innerhalb der scharf umgrenzten Ordnung ist bemerkenswert, daß im Kambrium besonders viele blinde Formen ohne oder mit schmalen freien Wangen und, abgesehen von den †*Agnostidae*, welche die ge-

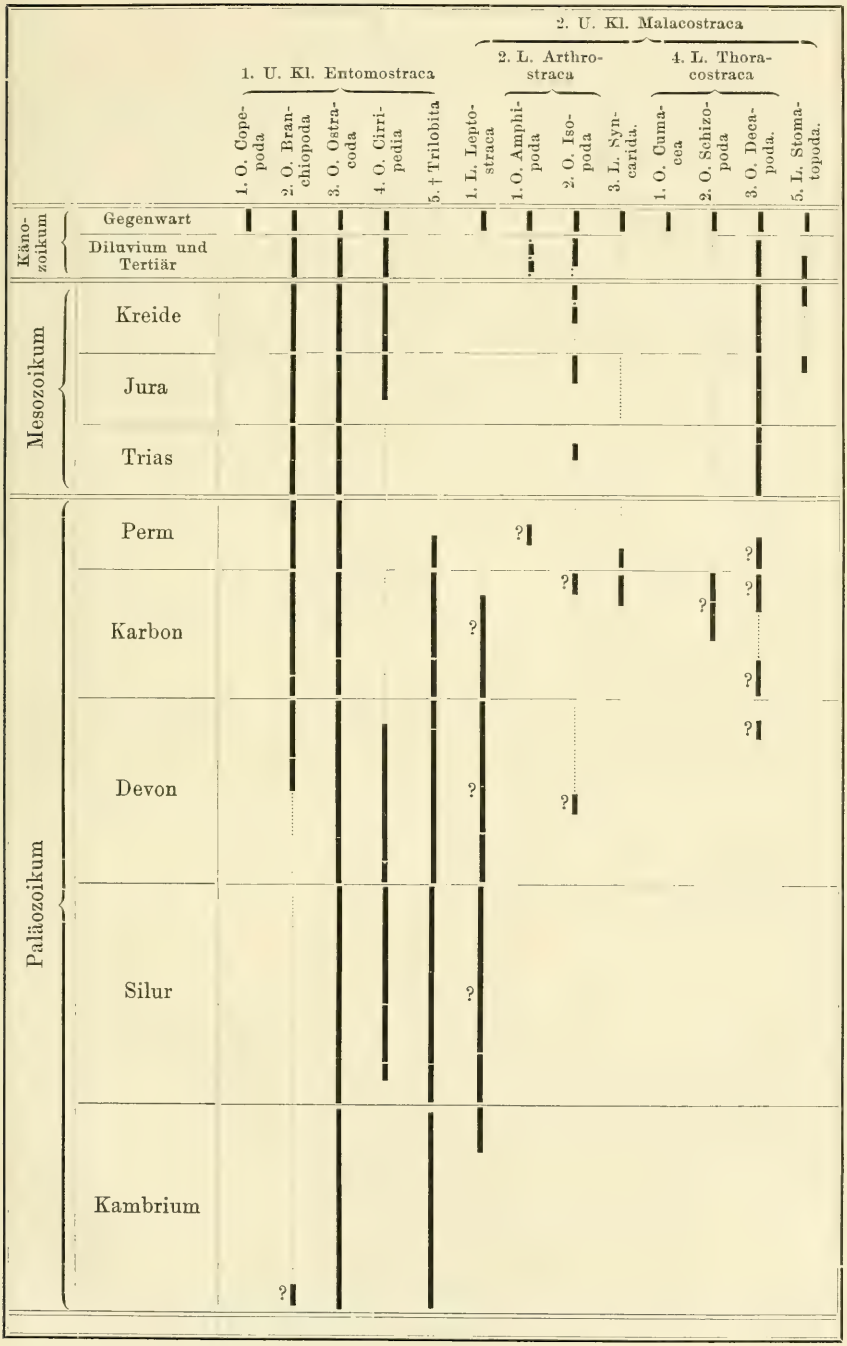
ringste Zahl freier Brustsegmente haben, Genera mit sehr kleinen Schwanzschildern, also den *Protaspis*-Larven ähnliche vorkommen, und daß die meisten sich anscheinend nicht wie alle späteren einrollen konnten.

Bei den *Ostracoda* sind die reich verzierten *Cytheridae* erst von der Kreide an häufig und formenreich, bei den *Cirripedia* scheinen mit zahlreichen Kalkplatten versehene und gleichartig beschuppte Formen am ältesten zu sein, und die paläozoischen Verwandten der *Leptostraca* stehen in der wechselnden Segmentzahl des Abdomens tiefer als die rezenten.

Endlich sind die langschwänzigen *Decapoda* älter als diejenigen mit reduziertem Abdomen, und die älteren zeigen noch nicht die Ungleichheit der rechten und linken Scheren. Im Mesozoikum vermitteln von den schon in der Trias entwickelten *Nephropsidea* die † *Glyphaeidae* (Fig. 376, S. 298) zu den erst im Jura auftretenden *Loricata* und die † *Prosoponidae* im Cephalothorax zu den kretazischen *Brachyura*, falls man von den fraglichen paläozoischen *Decapoda*, besonders den permischen Krabben, absieht.

Diagnosen der Crustacea-Gruppen.

1. Unterklasse: *Entomostraca*. Winzige bis mehrere dm große Wasserbewohner mit sehr wechselnder Segmentzahl. Meist mit *Nauplius*-Larve. Mit Spaltfüßen und in der Regel mit *Furca*. Rezent, außer den Parasitischen bis Unterkambrium.
   1. Ordnung: *Copepoda*. Gestreckt, nackt, am Abdomen ohne Spaltfüße. Marin, nur rezent.
   2. Ordnung: *Branchiopoda*. Klein, mit blattförmigen Ruderfüßen, mit wenig bis sehr vielen Segmenten, oft mit zweiklappiger Schale. Rezent meist in Süßwasser, wenige bis Devon, fraglich im Unterkambrium.
   3. Ordnung: *Ostracoda*. Klein bis winzig, mit sieben Paar Gliedmaßen und muschelartiger zweiklappiger Schale. Marin und Süßwasser, zahlreich bis Unterkambrium.
   4. Ordnung: *Cirripedia*. Festsitzende z. T. mittelgroße Meerestiere. Nicht parasitische mit 4 Paar Rankenfüßen, oft mit Kalkplatten geschützt. Rezent bis zum mittleren Jura, unsichere im Devon bis Untersilur.
   5. Ordnung: † *Trilobita*. Meist wenige cm lange Krebse mit wechselnder Segmentzahl. Verkalkter Rückenpanzer in der Längs- und Querrichtung dreiteilig, dessen Kopfschild aus 5 verschmolzenen Segmenten, gewöhnlich mit ein paar Gesichtsnähten und meistens Facettenaugen, darunter meist ein verkalktes Hypostom. Die 2 bis 29 freien Brustsegmente kurz, Schwanzschild aus wechselnder Zahl verschmolzener Segmente. Nur ein Paar einfache Antennen, andere Gliedmaßen an allen Segmenten wenig differenzierte Spaltfüße. Entwicklung allmählich aus *Protaspis*-Larve. Alle freilebend marin im Perm bis Unterkambrium.


1. U. Kl. Entomostraca
2. U. Kl. Malacostraca
2. L. Arthrostraca
4. L. Thoracostraca
1. O. Copepoda
2. O. Branchiopoda
3. O. Ostracoda
4. O. Cirripedia
5. † Trilobita
1. L. Leptostraca
1. O. Amphipoda
2. O. Isopoda
3. L. Syncarida
1. O. Cumacea
2. O. Schizopoda
3. O. Decapoda.
5. L. Stomatopoda.
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium

2. Unterklasse: *Malacostraca.* Kleine bis mehrere Fuß lange Krebse mit 5 Kopf-, 8 Thorax- und meist 7 Abdominalsegmenten. Füße oft einfach, ganz hinten in der Regel meist Uropoden. Mehrzahl marin. Rezent bis Oberkambrium.
   1. Legion: *Leptostraca* (mit † *Archaeostraca*). Cephalothorax oft zweiklappig und vorn meist mit Rostralplatte, Abdomen mit 8 oder ? mehr Segmenten, am Ende mit Furca oder drei oder sechs Stacheln, Füße blattfußartig. Marin rezent, fragliche Verwandte im Karbon bis Oberkambrium.
   2. Legion: *Arthrostraca.* Nie sehr groß mit sieben, selten sechs freien Brustsegmenten mit einfachen Beinen und sieben Abdominalsegmenten mit Spaltfüßen; Augen sitzend. Rezent meist marin, fragliche sehr selten bis Devon.
      1. Ordnung: *Amphipoda.* Seitlich komprimiert, am gestreckten Abdomen hinten Springfüße. Im Meer und Süßwasser, letztere auch im Tertiär, fragliche im Perm.
      2. Ordnung: *Isopoda.* Dorsoventral platt mit breitem Abdomen. Im Meer, Süßwasser und am Land, fossil in Europa, selten bis obere Trias, fragliche bis Devon.
   3. Legion: *Syncarida.* Kleine gestreckte Süßwasserbewohner mit 7—8 freien Brust- und 7 Abdominalsegmenten. Brustfüße gleichartig, meist Spaltfüße, Augen gestielt, ungestielt oder ? fehlend. Rezent Australien, fossil im Unterperm und Oberkarbon Europas und Nordamerikas.
   4. Legion: *Thoracostraca.* Mit einfachem Cephalothorax und gestielten Augen und Kieferfüßen. Meist marin, fragliche bis zum Oberdevon.
      1. Ordnung: *Cumacea* mit fünf freien Brustsegmenten, reduzierten Augen und Spaltfüßen. Klein, marin, nur rezent.
      2. Ordnung: *Schizopoda.* Mit großem Cephalothorax und Spaltfüßen. Klein, fast nur marin, unsichere im Karbon Großbritanniens, besonders in Süßwasserschichten.
      3. Ordnung: *Decapoda.* Bis mehrere dm groß, mit großem Cephalothorax, fünf Paar einfachen Gehfüßen, Abdomen oft etwas rückgebildet. Meist marin, fossil bis untere Trias, fragliche bis Oberdevon.
   5. Legion: *Stomatopoda.* Bis mittelgroße marine Raubtiere mit sehr starkem Abdomen und 4 bis 5 freien Brustsegmenten. Selten fossil bis zum oberen Jura Europas.

Literatur.

Allgemeines.

Fritsch, A. und Kafka, J.: Die Crustaceen der böhmischen Kreide, Prag 1887.

Fritsch, A.: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Bd. 4, Crustacea, Prag 1901. (Oberkarbon.)

Gemellaro, G.: I Crostacei dei calcare con Fusulina della valle del fiume Sosio nella provincia di Palermo. Palermo 1890.

Hall, J. and Clarke, J M.: Trilobites and other Crustacea of the Oriskany, upper Helderberg, Hamilton, Portage, Chemung and Catskill groups (Devon). Geol. Surv. New-York, Palaeont., Bd. 7, Albany N. Y. 1888.

Vogdes, A. W.: A bibliography of palaeozoic Crustacea from 1698 to 1889 including a list of North American species and a systematic arrangement of genera. Bull. U. St. geol. Surv., Nr. 63, Washington 1890.

Branchiopoda.

Iones, R.: On some new fossil Estheriae. Geol. Magaz. Dec. 3, Bd. 8, London 1891.
Schuchert, Ch.: On the fossil Phyllopod genera Dipeltis and Protocaris of the family Apodidae. Proc. U. St. nation. Mus., Bd. 19, Washington 1897.

Ostracoda.

Chmielewski, Cz.: Die Leperditien der obersilurischen Geschiebe des Gouvernements Kowno und der Provinzen Ost- und Westpreußen. Schrift. physik. oekon. Ges., Bd. 41, Königsberg 1900.
Iones, R.: On the fossil Cypridinidae and some allied Ostracoda. Ann. Mag. nat. hist., Ser. 7, Bd. 1, London 1898.
Lienenklaus, E.: Die Tertiär-Ostracoden des mittleren Norddeutschland. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 52, Berlin 1900.
Reuter, G.: Die Beyrichien der obersilurischen Diluvialgeschiebe Ostpreußens. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 37, Berlin 1885.
Ulrich, C. O.: The lower silurian Ostracoda of Minnesota. Geol. Surv. of Minnesota, Paleont. Bd. 3, Pt. 2, Minneapolis 1897.

Cirripedia.

Alessandri, G. de: Contribuzione allo studio dei Cirripedi fossili d'Italia. Bull. Soc. geol. ital., Bd. 13, Rom 1895.
Aurivillius, C. W.: Ueber einige obersilurische Cirripeden aus Gotland. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 18, Stockholm 1892.
Clarke, J. M.: The structure of certain palaeozoic Barnacles. Amer. Geologist, Bd. 17, 1896.
Gruvel, A.: Monographie des Cirrhipedes. Paris 1905.
Hall and Clarke siehe Allgemeines Seite 302.
Woodward, H.: Cirripedes from the Trimmingham chalk and other localities of Norfolk. Geol. Magaz. Dec. 5, Bd. 3, London 1906.

† Trilobita.

Anatomie und Systematik.

Beecher, C. E.: The ventral integument of Trilobites. Amer. Journ. Sci., Bd. 13, New Haven (Conn.) 1902.
Beecher, C. E.: Outline of a natural classification of the Trilobites. Ebenda, Ser. 4, Bd. 3, 1897.
Jäkel, O.: Ueber die Organisation der Trilobiten. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 53, Berlin 1901.
Lindström, G.: Researches on the visual organs of the Trilobites. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 34, Stockholm 1901.
Oehlert, D. P.: Résumé des derniers traveaux sur l'organisation et le développement des Trilobites. Bull. Soc. géol. France, Ser. 3, Bd. 24, Paris 1896.
Pompeckj, J. F.: Bemerkungen über das Einrollungsvermögen der Trilobiten. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., Stuttgart 1892.

Faunen.

Perm:

Gemellaro, H.: siehe Allgemeines S. 302.

Karbon:

Woodward, H.: A monograph of the british carboniferous Trilobites. Palaeontographical Soc., London 1883, 1884.

Devon:

Hall and Clarke: siehe Allgemeines S. 302!

Silur:

Raymond, P. E.: The Trilobites of the Chazy limestone. Ann. Carnegie Mus., Bd. 3, Philadelphia 1905.

Reed, Cowper: The lower palaeozoic Trilobites of the Girwan district, Ayrshire. Palaeontographical Soc., London 1903, 1904, 1906.

Schmidt, Fr.: Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Mém. Acad. Imp. Sci., phys.-math. Cl. Ser. 7, Bd. 30 bis Ser. 8, Bd. 20. St. Petersburg 1881–1907.

Weller Stuart: The paleontology of the Niagara limestone in the Chicago area; the Trilobita. Bull. Chicago Acad. Sci. Nr. 4, Pt. 2, Chicago 1907 (mit Bibliographie der Silur-Trilobiten Nordamerikas).

Kambrium:

Lake, Ph.: A monograph of the british cambrian Trilobites. Palaeontographical Soc., London 1906, 1907 etc.

Lorenz, Th.: Beiträge zur Geologie und Palaeontologie Ostasiens II. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 58, Berlin 1906.

Walcott, Ch.: The fauna of the lower Cambrian or Olenellus zone. 10. ann. Rep. U. St. geol. Surv., Washington 1891.

Leptostraca († Archaeostraca).

Beecher, Ch. E.: Revision of the Phyllocarida from the Chemung and Waverly groups of Pennsylvania. Quart. Journ. geol. Soc., Bd. 58, London 1902.

Clarke, J. M.: Ueber deutsche oberdevonische Crustaceen. Neues Jahrb. f. Miner., Stuttgart 1884, I.

Hall and Clarke: siehe Allgemeines S. 302!

Jones and Woodward, H.: A monograph of the british palaeozoic Phyllopoda (Phyllocarida). Palaeontographical Soc., London 1888, 1892, 1898, 1899.

Isopoda.

Andrussow, N.: Über zwei neue Isopodenformen aus neogenen Ablagerungen. Neues Jahrb. für Miner., Stuttgart 1886, II.

Carter, J.: On fossil Isopods. Geol. Magaz. Dec. 3, Bd. 6, London 1889.

Woodward, H.: On a new british Isopod (Cyclosphaeroma trilobatum) from the Great Oolite of Northampton. Ebenda, Bd. 7, London 1890.

Syncarida.

Fritsch, A.: siehe Allgemeines S. 302!

Smith, G.: On the Anaspidacea, living and fossil. Quart. Journ. micr. Sci. Bd. 53, Pt. 3, London 1909.

Woodward, H.: Some coalmeasure Crustaceans with modern representatives. Geol. Magaz. Dec. 5, Bd. 5, London 1908.

Schizopoda.

Woodward, H.: On the genus Pygocephalus Huxley, a primitive Schizopod Crustacean, from the Coalmeasures. Geol. Magaz. Dec. 5, Bd. 4, London 1907.

Decapoda.

Bouvier: Sur l'origine homarienne des Crabes. Bull. Soc. philom., Ser. 8, Bd 8, Paris 1897.

Forir, H.: Contributions à l'étude du système Crétacé de la Belgique I, II, III. Ann. Soc. géol. Belgique, Bd. 14, Liège 1887.

Fritsch, A., Kafka und Gemellaro: siehe Allgemeines S. 302!

Knebel, W. v.: Die Eryoniden des oberen weißen Jura von Süddeutschland. Archiv f. Biontol., Bd. 2, Berlin 1907.

Krause, G.: Die Decapoden des norddeutschen Jura. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 43, Berlin 1891.

Lörenthey, C.: Beiträge zur Decapodenfauna des ungarischen Tertiärs. Természetrajzi Füzetek, Bd. 21, Budapest 1898.

Möricke, W.: Die Crustaceen der Stramberger Schichten. Pal. Mitt. Mus. k. bayer. St., Bd. 3, Abt. 6, München 1897.

Ortmann in Bronn: Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches. Bd. 5, Abt. 2. Crustacea (Decapoda) S. 1295 ff., Leipzig 1901.

Segerberg, K. O.: De Anomura och Brachyura Dekapoderna inom Skandinaviens yngre Krita. Geol. Fören. Förh., Bd 22, Stockholm 1900.

Wüst, E.: Untersuchungen über die Decapoden-Krebse der germanischen Trias (Ausgewählte Abschnitte), Dr.-Diss., Halle a. S. 1903.

Stomatopoda.

Dames, W.: Ueber einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 38, Berlin 1886.

Gerstäcker in Bronn: Klassen und Ordnungen des Thier-Reiches. Bd. 5, Abt. 2. Crustacea (Stomatopoda S. 748 ff.), Leipzig 1889.

2. Klasse: Merostomata.

Beziehungen sowohl zu den †*Trilobita* als zu den *Scorpionida* zeigen wenige cm bis über 2 m lange wasserbewohnende, dorsoventral platte Krebse, die sich an die rezenten Molukkenkrebse (*Limulus*) anschließen. Ihr ungefähr halbkreisförmiger Cephalothorax, der oben in der Regel außer zwei medianen Punktaugen ein Paar größere mehr seitlich gelegene Facettenaugen trägt, die den normalen der †*Trilobita* gleichen, besitzt ventral ein Paar präorale Scheren und fünf Paar auch oft z. T. mit Scheren versehene Gehfüße, deren Basis zum Kauen dient, sowie eine unpaare oder paarige Metastomaplatte hinter dem Mund. Bei ihren Scheren, wie bei denen der *Arachnoida*, ist im Gegensatz zu denen der *Crustacea* stets das äußere Scherenglied beweglich. Das am Cephalothorax gelenkende Abdomen ist meistens in 6 bis 13 Segmente geteilt, verjüngt sich bis zu einem Endstachel und trägt blattförmige, mit Blattkiemen versehene Gliedmaßen (Fig. 377, S. 306). Nach der Ausbildung des Abdomens und der Gliedmaßen kann man zwei Ordnungen unterscheiden: die *Xiphosura* und †*Gigantostraca*.

1. Ordnung: Xiphosura.

An den großen, breiten Cephalothorax der „Schwertschwänze“ schließt sich ein kurzes, mit einem langen Endstachel versehenes Abdomen an, das bei den paläozoischen Formen noch in 6 bis 10 Segmente geteilt ist. Unten am ersteren sind fünf Paar Gehfüße und ein paariges Metastoma vorhanden, während die Abdominalblattfüße zum Schwimmen dienen. Die Larve der einzigen rezenten Gattung, des bis über $^1/_2$ m langen *Limulus*, der im Schlamme marinen, warmen Seichtwassers lebt, gleicht oberflächlich † *Trilobita*, da sie nur eine kleine Stachelanlage hat, und das Abdomen noch Segmentgrenzen und eine Spindel zeigt (Fig. 377); aber ihre Gliedmaßen sind wie bei dem erwachsenen Tier gestaltet, das durch ein einheitliches Abdominalschild sich auszeichnet und hochorganisierte Weichteile besitzt. Die Gattung läßt sich in seltenen Resten bis in die untere Trias (oberer Buntsandstein) Westeuropas, und zwar meist in Süßwasserablagerungen zurückverfolgen (Fig. 8, S. 7). Außer ungenügend bekannten kleineren Formen, die sich ihr dort in Trias und Oberkarbon anschließen, fand man im Karbon und in dürftigen Resten auch im obersten Devon Europas und des östlichen Nordamerikas einige kleine Gattungen, die in ihrem gegliederten oder doch Segmentgrenzen und eine Spindel zeigenden Abdomen der Larve des *Limulus* gleichen, und

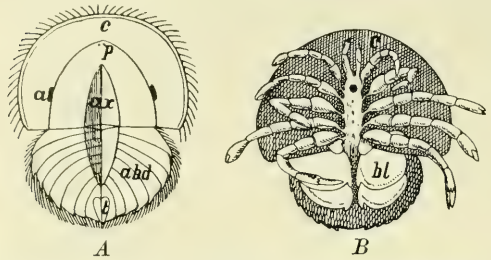


Fig. 377. *Limulus polyphemus L.* (*O. Xiphosura*).
Rezent (aus Lang 1894).
Larve, sog. *Trilobiten*-Stadium, *A* Rücken-, *B* Bauchseite, vergr. *a* Facettenauge, *abd* gegliedertes Abdomen, *ax* Spindel, *bl* Blattfüße, *c* Cephalothorax mit 6 Paar Gliedmaßen, *p* Punktaugen, *t* Schwanzstachelanlage.

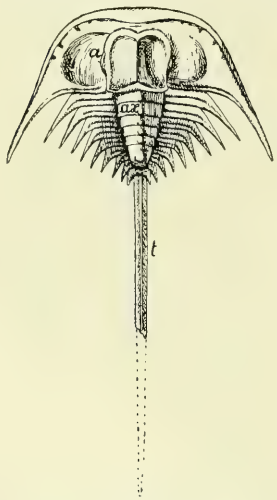


Fig. 378. † *Bellinurus reginae Bayly* (*O. Xiphosura*).
Oberkarbon (Steinkohlenschichten), Irland (aus H. Woodward 1878). Rückenseite $^{2,5}/_1$. *a* Facettenauge, *ax* der Spindel der † *Trilobiten* entsprechender Mittelteil der freien Abdominalsegmente, *t* Schwanzstachel.

Fig. 379. † *Bunodes lunula Eichw.* (*O. Xiphosura*).
Oberstes Silur, Insel Ösel, Rußland (kombiniert aus F. Schmidt 1883).
Restaurierte Rückenansicht $^3/_4$. *abd* gegliedertes Abdomen und Postabdomen, *n* ? Gesichtsnaht im Cephalothorax, *t* Schwanzstachel.

anscheinend im übrigen wie er organisiert sind, die †*Bellinuridae* (Fig. 378).

Ebenfalls bis einige cm lange Formen mit etwas gestrecktem Abdomen, deren Gliedmaßen und meist auch Augen noch unbekannt sind, schließen sich an die letzterwähnten an, unterscheiden sich aber dadurch, daß meistens die letzten drei der 9 bis 10 sehr *Trilobiten*-ähnlichen Abdominalsegmente schmaler als die vorderen sind, und daß in der Regel am Cephalothorax von hinten nach vorn ziehende Gesichtsnähte vorhanden sein sollen (Fig. 379). Diese †*Hemiaspidae* finden sich selten im marinen obersten Silur von Europa und New York, und eine verwandte Form auch im Oberkambrium von Wiskonsin.

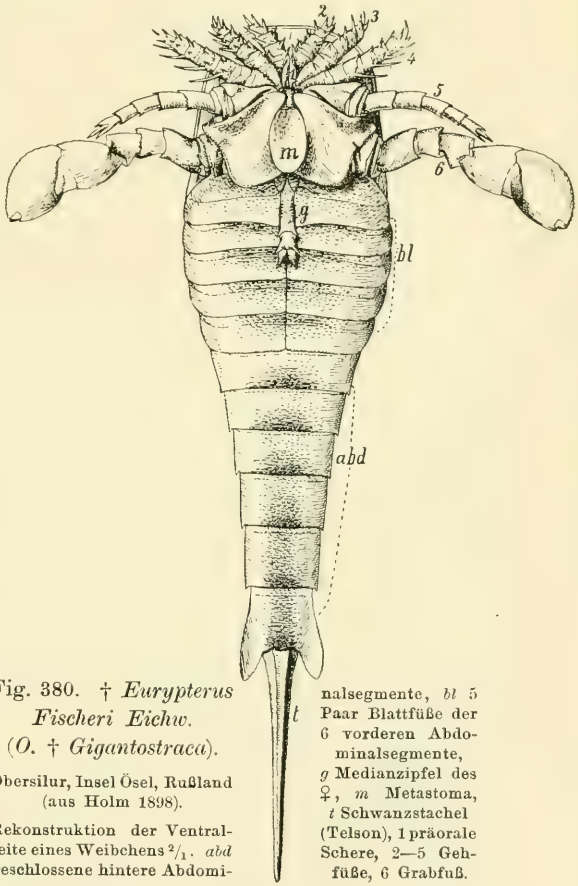


Fig. 380. † *Eurypterus Fischeri Eichw.* (*O.* † *Gigantostraca*). Obersilur, Insel Ösel, Rußland (aus Holm 1898). Rekonstruktion der Ventralseite eines Weibchens $^2/_1$. *abd* geschlossene hintere Abdominalsegmente, *bl* 5 Paar Blattfüße der 6 vorderen Abdominalsegmente, *g* Medianzipfel des ♀, *m* Metastoma, *t* Schwanzstachel (Telson), 1 präorale Schere, 2—5 Gehfüße, 6 Grabfuß.

2. Ordnung: †Gigantostraca.

Die Riesenkrebse, deren gestreckter Körper bis über 2 m lang wird, so daß die größten Arthropoden zu ihnen gehören, tragen ihre Facettenaugen manchmal am Rande des relativ kleinen Cephalothorax, während unten, hinter dem präoralen Scherenpaar, fünf Paar meist spitz endende schlanke Kriechfüße folgen, von welchen das letzte, bei †*Stylonurus* auch das vorletzte Paar besonders stark und wohl zum Graben im Schlamme geeignet ist. Hinter den zum Kauen dienenden Basen dieser Füße folgt dann noch eine unpaare Metastomaplatte und weiterhin an den sechs ersten Segmenten des langen Abdomens fünf Paar plattige Gliedmaßen, auf denen sich die Kiemen befinden, während zwischen dem größten ersten Paar die deutlich verschiedenen Geschlechtsanhänge sichtbar sind. Die sechs letzten schmaler wer-

denden Segmente sind einfach ringförmig, und am Ende ist ein als langer Stachel, bei †*Pterygotus* aber als Platte ausgebildetes Telson vorhanden (Fig. 380). Von Interesse ist, daß das älteste bekannte Genus nur elf Abdominalsegmente hat, wie auch die Jugendformen weniger haben als die erwachsenen.

Die dünnen, oberflächlich meist schuppigen Chitinpanzer dieser Tiere finden sich in nicht selten vorzüglicher Erhaltung vom Oberkarbon bis zum Obersilur in Europa wie in Nordamerika, und je eine Form in letzterem im Kambrium, in ersterem im unteren Perm.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Merostomata.

In der Gegenwart und in der Vergangenheit bis in das Perm zurück spielen die *Xiphosura* keine Rolle; im Paläozoikum waren sie zwar etwas häufiger und formenreicher, aber von größerer Bedeutung waren nur die †*Gigantostraca* im Karbon, Devon und Obersilur. Schon im obersten Silur erlangten beide Ordnungen ihren größten Formenreichtum, ja in Nordamerika sind im Präkambrium Reste gefunden worden, die zu †*Gigantostraca* gehören könnten, die Klasse ist also sehr alt. Die wenigen rezenten Arten leben weit getrennt an der Ostküste Nordamerikas und Süd- und Ostasiens, die sich anschließenden fossilen *Xiphosura* sind aber fast nur aus Europa bekannt und finden sich hier meistens in Süßwasserablagerungen. Letzteres gilt auch speziell von den permischen bis devonischen *Merostomata*, während die älteren im Meere lebten. Alle fossilen wurden übrigens bisher nur auf der Nordhemisphäre nachgewiesen.

Es ist eine öfters beobachtete Erscheinung, daß ursprünglich im Meere blühende Gruppen bei ihrem Niedergange auf das Süßwasser beschränkt werden. Hier trifft das aber nur für die †*Gigantostraca* zu, während die *Xiphosura* früher hauptsächlich Binnengewässer bewohnt zu haben scheinen, jetzt jedoch nur marin sind.

In stammesgeschichtlicher Beziehung ist bemerkenswert, daß die paläozoischen *Xiphosura* in der Gliederung und Form des Abdomens den Riesenkrebsen sich nähern, gleichzeitig aber auch in mancher Beziehung, so vor allem im Besitz von Gesichtsnähten den †*Trilobita*, und daß die älteren paläozoischen sich mit *Scorpionida* besser vergleichen lassen als *Limulus*. Endlich läßt sich bei den *Xiphosura*, wie so oft, ein Anwachsen der Körpergröße bis zu den rezenten verfolgen, während die größten †*Gigantostraca* im Devon, also nach ihrer Blütezeit lebten.

3. Klasse: Arachnoidea.

Die vielgestaltigen spinnenartigen Tiere besitzen einen kurzen Cephalothorax, der oben 2 bis 12 Einzelaugen, unten außer vier Paar Gehfüßen nur zwei Paar Mundgliedmaßen trägt, nämlich die in einer Klaue oder Schere endenden Kieferfühler und die meist beinförmigen, öfters auch ebenso endenden Kiefertaster. An den Scheren ist übrigens, wie bei den *Merostomata*, im Gegensatz zu den *Crustacea*, das äußere Glied beweglich.

Das Abdomen, das gegliedert oder ungegliedert, breit angesetzt oder abgeschnürt, lang oder kurz oder reduziert ist, enthält die als Tracheen oder Tracheenlungen ausgebildeten Atemorgane und die fast nie zwitterigen Geschlechtsorgane, Gliedmaßen aber sind an ihm höchstens in Rudimenten vorhanden.

Die allermeist von Tiersäften lebenden, höchstens einige dm langen *Arachnoidea* sind fast alle Festlandsbewohner und lassen sich hauptsächlich nach der Ausbildung des Abdomens und der Gliedmaßen in zehn scharf getrennte Ordnungen zerlegen.

1. Ordnung: Scorpionida.

Die etwas flußkrebsähnlichen Skorpione enthalten die größten Formen. Sie sind durch große Kieferfühler und lange Scherentaster, hauptsächlich aber durch ein nicht abgeschnürtes, aus 13 Segmenten bestehendes, langes Abdomen ausgezeichnet, das unten an der Basis kammartige Anhänge, am Ende einen Giftstachel trägt.

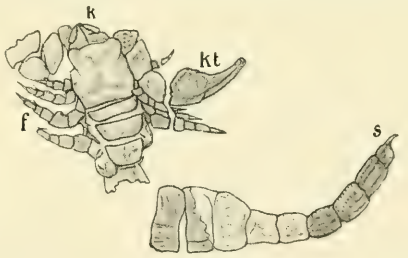


Fig. 381. † *Palaeophonus uncius Thorell u. Lindström* (*O. Scorpionida*).
Obersilur (marine obere Ludlow-Stufe), Wisby auf Gotland (abgeändert aus Thorell u. Lindström 1885). Rückenseite plattgedrückt und Abdomen auseinandergerissen $^1/_1$. *f* Gehfüße spitz zulaufend, *k* Schere des Kieferfühlers, *kt* des Kiefertasters, *s* Giftstachel am Ende des schlanken Postabdomens.

Von Vertretern der wenigen, nur in wärmeren Gegenden verbreiteten Familien kennt man nur einen *Buthiden* im alttertiären baltischen Bernstein, wie alle anderen fossilen, nördlich des jetzigen Wohngebietes, dann mehrere Genera im produktiven Oberkarbon Europas und auch Nordamerikas, und endlich eingeschwemmt in marine Schichten des Obersilurs beider Gebiete. Sie weichen in nichts Wesentlichem von den rezenten ab, nur daß die letzteren in mancher Beziehung *Buthiden*-ähnlichen statt zwei beweglichen Endklauen spitz zulaufende Füße haben (Fig. 381).

2. Ordnung: Pedipalpi.

Die in vielem, auch in ihrer Verbreitung den Skorpionen ähnlichen Geißelskorpione sind durch geißelförmige Vorderbeine und ein abgeschnürtes und stachelloses 11 bis 12-gliederiges Abdomen charakterisiert. Fossil wurde nur ein dem *Telyphonus*, der Skorpion-ähnlichsten Form, nahestehendes Genus † *Protelyphonus* im Oberkarbon Böhmens gefunden (Fig. 382).

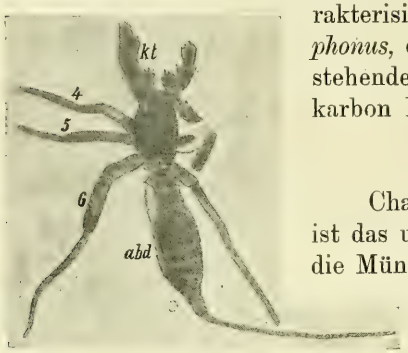


Fig. 382. † *Protelyphonus bohemicus Kušta* (*O. Pedipalpi*).
Oberkarbon (Steinkohlenschichten), Rakonitz, Böhmen (aus A. Fritsch 1904).
Rückenseite ein wenig restauriert und verkl. *abd* gegliedertes Abdomen mit Schwanzfaden, *kt* große Kiefertaster, 4—6 die drei hinteren Gehfüße.

3. Ordnung: Araneida.

Charakteristisch für die Weberspinnen ist das ungegliederte dicke Abdomen, an dem die Mündungen der zwei oder vier Tracheenlungen und der Spinnwarzen liegen. Es ist vom Cephalothorax, der klauenförmige Kieferfühler und beinförmige Kiefertaster trägt, abgeschnürt.

Nahe Verwandte der zahlreichen, allgemein verbreiteten Formen finden sich im alttertiären baltischen Bernstein, die anderen tertiären sind kaum näher bestimmbar, und die im Oberkarbon Europas und Nordamerikas gefundenen sind so ungenügend bekannt und zeigen so viel Fremdartiges, daß man sie nur mit Vorbehalt anreihen kann. Ihr Hinterleib ist deutlich gegliedert, wie es nur noch die jetzigen, auf Sumatra beschränkten *Liphistiidae* zeigen, soll aber nicht abgeschnürt und in der Genitalgegend mit ? gegliederten Anhängen versehen sein (Fig. 383).

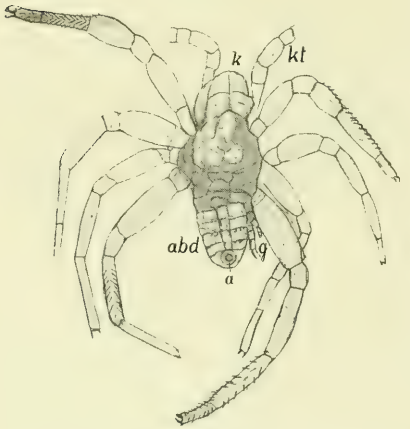


Fig. 383. † *Protolycosa anthracophila F. Römer* (*O. ?Araneida*).
Oberkarbon, Myslowitz, Oberschlesien (aus A. Fritsch 1904).
Rückenseite platt gedrückt $^3/_1$. *a* After, *abd* gegliedertes Abdomen, *g* ?Genitalanhänge, *k* Basalglieder der Kieferfühler, *kt* beinförmiger Kiefertaster.

4. Ordnung: Opilionida.

Auch von den langbeinigen Afterspinnen, deren Kieferfüße scherenförmig, deren Kiefertaster aber beinförmig sind, während das kurze,

gegliederte Abdomen breit am Cephalothorax ansetzt, kennt man nahe fossile Verwandte aus dem baltischen Bernstein. Abgesehen von der fraglichen Gattung †*Stenarthron* im obersten Jura von Eichstädt in Franken, reihen sich an sie auch die meisten der im Oberkarbon Europas und Nordamerikas gefundenen Spinnen († *Anthracomarti* usw., Fig. 384) an, die in der Regel einen drei- oder viereckigen Cephalothorax und ein von mehreren Platten gedecktes, wohl achtgliedriges Abdomen haben.

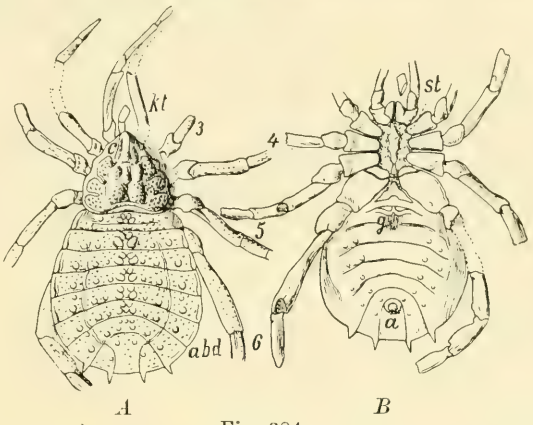


Fig. 384.

† *Eophrynus Prestwicii H. Woodw.* (*O.* ? *Opilionida*). Oberkarbon, England (aus Pocock 1902).

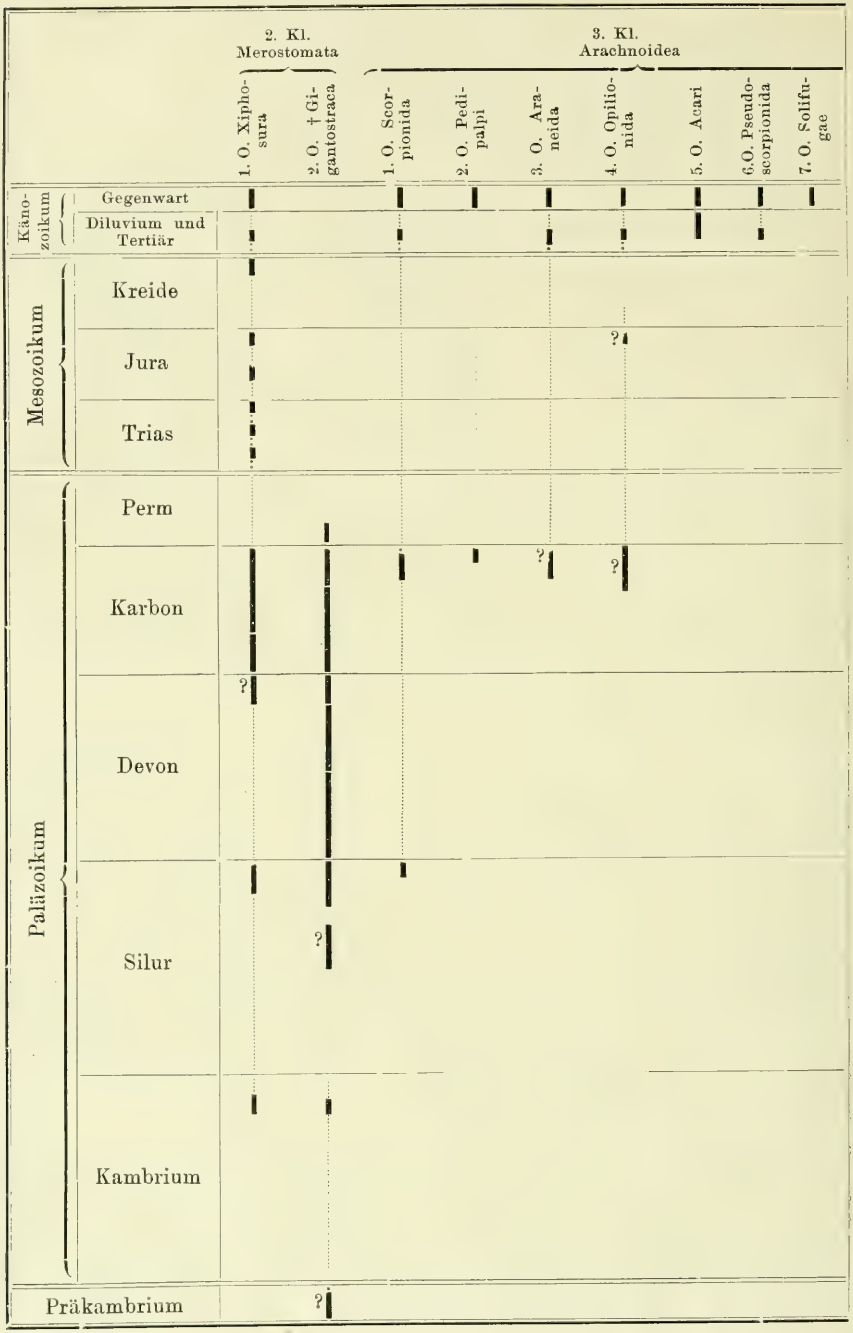
Etwas rekonstruiert. *A* von oben, *B* von unten, sehr wenig vergr. *a* After, *abd* gegliedertes Abdomen, *c* höckeriger Cephalothorax, *g* Genitalöffnungen, *kt* beinförmiger Kiefertaster, *st* Sternum, 3—6 die 4 Gehfüße des Cephalothorax.

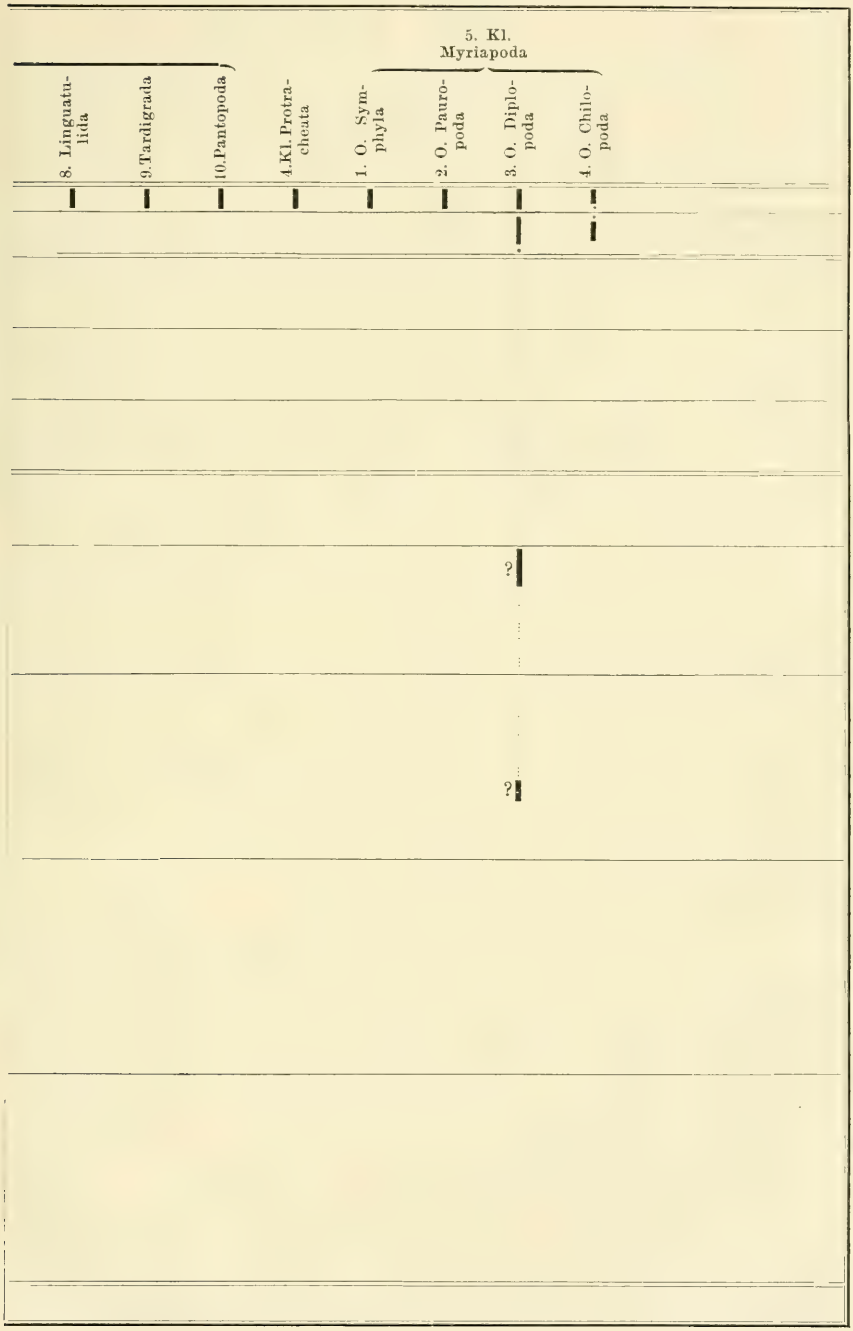
Die geologische Verbreitung der fossilen Arachnoidea.

Weist schon die Überlieferung der erwähnten Ordnungen die größten Lücken auf, so sind von den übrigen nur die kleinen *Pseudoscorpionida*, die Afterskorpione, und *Acarina*, die Milben, im Tertiär und zwar fast nur im baltischen Bernstein fossil vertreten, die *Solifugae*, *Linguatulida*, *Tardigrada* und *Pantopoda* jedoch überhaupt noch nicht. Es ist also unsere Kenntnis fossiler *Arachnoidea* noch höchst unvollkommen, was bei ihrer Zartheit und geringen Größe nicht zu verwundern ist.

Daß aber aus dem ganzen Mesozoikum nicht einmal einer der größeren Skorpione, die doch im Paläozoikum mehrfach vorkommen, sondern nur ein einziges fragliches *Opilioniden*-Genus gefunden wurde, beweist auf das Beste die große Abhängigkeit unseres Wissens von der Zufälligkeit der Erhaltung und des Findens.

Eine Rolle spielen fossile *Arachnoidea* übrigens nur im alttertiären baltischen Bernstein und im produktiven Oberkarbon und beweisen einstweilen bloß eine auffällige Konstanz gewisser Gruppen. Außerdem sind aber die obersilurischen Skorpione, die kaum eine Annäherung an die *Merostomata* zeigen, als älteste bekannte Tracheenatmer bemerkenswert.


2. Kl. Merostomata
3. Kl. Arachnoidea
1. O. Xiphosura
2. O. † Gigantostraca
1. O. Scorpionida
2. O. Pedipalpi
3. O. Araneida
4. O. Opilionida
5. O. Acari
6. O. Pseudoscorpionida
7. O. Solifugae
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium
Präkambrium


5. Kl.
Myriapoda
8. Linguatulida
9. Tardigrada
10. Pantopoda
4. Kl. Protracheata
1. O. Symphyla
2. O. Pauropoda
3. O. Diplopoda
4. O. Chilopoda
?
?

Diagnosen der Merostomata- und Arachnoidea-Gruppen.

1. Klasse: ***Merostomata.*** Oft große Wasserbewohner mit halbkreisförmigem Cephalothorax, 1 Paar präoralen Scheren, 5 Paar postoralen Kau- und Kriechfüßen, Abdomen mit Blattfüßen und Kiemen, meist gegliedert, mit Endstachel. Rezent bis Oberkambrium.
   1. Ordnung: *Xiphosura.* Nur bis über $^1/_2$ m lang, Abdomen einheitlich oder aus 6 bis 10 Segmenten, Metastoma paarig. Rezent bis Oberkambrium, z. T. im Süßwasser.
   2. Ordnung: †*Gigantostraca.* Bis 2 m lang mit gestrecktem, gegliedertem Abdomen, hinten mit 6 ringförmigen Segmenten; Metastoma unpaar. Unterperm bis Oberkambrium, jüngere im Süßwasser.
2. Klasse: ***Arachnoidea.*** Luftatmende, meist sehr kleine Landbewohner, am Cephalothorax mit 6 Paar Gliedmaßen, Abdomen ohne solche. Fossil sehr selten bis Obersilur.
   1. Ordnung: *Scorpionida.* Bis mehrere dm lang, etwas krebsähnlich durch lange Scherenfühler und gestreckten gegliederten Schwanz mit Endstachel. Rezent, Alttertiär, Oberkarbon und Obersilur.
   2. Ordnung: *Pedipalpi.* Von den vorigen vor allem durch geißelförmige Vorderbeine und abgeschnürtes Abdomen unterschieden. Rezent und Oberkarbon.
   3. Ordnung: *Araneida.* Mit klauenförmigen Kieferfühlern und beinförmigen Tastern. Abdomen abgeschnürt mit Spinnwarzen, allermeist ungegliedert. Rezent, Alttertiär und (?) Oberkarbon.
   4. Ordnung: *Opilionida.* Mit scherenförmigen Kieferfühlern und breit angesetztem, gegliedertem, kurzem Abdomen. Rezent, Alttertiär und Oberkarbon.
   5. Ordnung: *Acari.* Sehr klein mit kurzem, ungegliedertem Körper. Rezent im Wasser und am Land, auch im Tertiär.
   6. Ordnung: *Pseudoscorpionida.* Sehr klein mit gegliedertem, breitem Abdomen. Kieferfühler und Taster scherenförmig. Rezent und Alttertiär.
   7., 8., 9. und 10. Ordnung: *Solifugae, Linguatulida, Tardigrada* und *Pantopoda.* Nur rezent.

Literatur.

A. Merostomata.

Xiphosura;

Ebert, Th.: Prestwichia (Euproops) scheelana n. sp. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanstalt, Berlin 1889.

Packard: On the carboniferous Xiphosurous fauna of North America. Mem. nation. Acad. Sci. Bd. 3, 1885.

Stromer, E.: Über Molukkenkrebse. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 59, Berlin 1907.

Gigantostraca:

Holm, G.: Über die Organisation des Eurypterus Fischeri. Mem. Acad. Imp. Sci. Ser. 8, Bd. 8, St. Petersburg 1898.

Malcolm, Lauri : The anatomy and relations of the Eurypteridae. Trans. R. Soc., Bd. 37, Edinburgh 1893.

B. Arachnoidea:

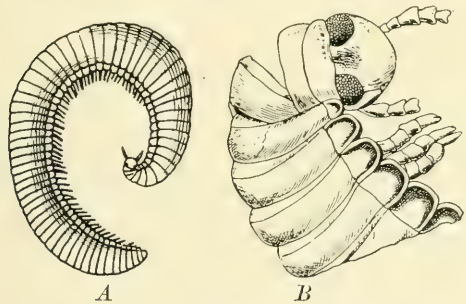
Fritsch, A.: Palaeozoische Arachniden. Prag 1904.

Haase, E.: Beiträge zur Kenntnis der fossilen Arachniden. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 42, Berlin 1890.

4. Klasse: Protracheata und 5. Klasse: Myriapoda, Tausendfüßler.

Während von den *Anneliden*-ähnlichen primitivsten Tracheenatmern, den weichhäutigen *Protracheata* fossile Reste nicht zu erwarten sind, kommen die auch recht gleichartig gegliederten landbewohnenden Tausendfüßler, deren Kopf durch den Besitz von Punktaugen, ein Paar Antennen und zwei bis drei Paar Kiefern differenziert ist, wenn auch in beschränktem Maße hier in Betracht. Allerdings sind die Vertreter der kleinen Ordnungen, der *Symphyla* und *Pauropoda*, die nur wenige mit je einem Beinpaare versehene Segmente haben, nicht fossil nachgewiesen. Die **Ordnung** der pflanzenfressenden ***Diplopoda*** aber besitzt wenigstens im Tertiär Europas und Nordamerikas, vor allem im baltischen Bernstein (Eocän) Vertreter, die meistens zu noch lebenden Gattungen gehören. Sie sind durch zylindrische, mit kurzen Fühlern und Beinen versehene Körper ausgezeichnet, deren Chitinskelett in der Regel verkalkt, und von deren meist zahlreichen Segmenten nur die vorderen drei bis fünf einfach, die anderen aber mit je zwei Paar Beinen und Tracheenmündungen versehen sind.

Einige Formen, die im Oberkarbon Europas und Nordamerikas und im Devon (Unterer Oldred-Sandstein) Schottlands vorkommen, schließen sich anscheinend eng an sie an, werden aber besser vorläufig als †***Archipolypoda*** von ihnen getrennt, da sie selbst noch ungenügend und vermittelnde mesozoische Formen gar nicht bekannt sind. Ihr gestreckter, bis mehrere dm langer Körper ist im Querschnitt rund, die Augen sind meistens dicht gedrängt in



A *B*

Fig. 385.

† *Pleurojulus levis A. Fritsch* (*O.* † *Archipolypoda*).

Oberkarbon (Gaskohle), Nürschan, Böhmen (aus A. Fritsch 1901).

A vollständiges Exemplar seitlich $^1/_1$, *B* dessen Vorderende $^6/_1$. Kopf mit (?) Facettenaugen und Fühlern, drei einfache Vorder- und fünf Doppelsegmente z. T. mit Beinen.

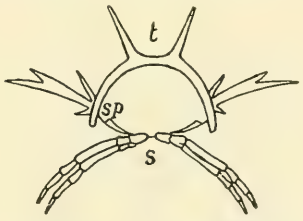


Fig. 386. † *Euphoberia ferox Salter* (*O.* † *Archipolypoda*).

Oberkarbon, England (aus H. Woodward 1887).

Rekonstruktion eines Segmentes $^1/_1$. *s* Ventralseite mit Beinen, *sp* ? Tracheenmündung (Stigma), *t* Dorsalschild mit Stacheln.

zwei Gruppen angeordnet, einfache Segmente sind nur bei einigen nachgewiesen, und die Rückenplatten ihrer Doppelsegmente sind häufig halb glatt, halb verziert und zwar oft mit starken Stacheln (Fig. 385 und 386, S. 315).

Von der **Ordnung** der fleischfressenden ***Chilopoda*** endlich, die durch dorsoventral platte, einfache Segmente mit unverkalktem Chitin und durch längere Gliedmaßen ausgezeichnet und in vielem Insekten ähnlich sind, kennt man nur Arten noch lebender Genera aus dem Tertiär Westeuropas, besonders aus dem baltischen Bernstein.

Da bei derartigen Formen wie den Tausendfüßlern, die meist einzeln leben, der Zufall bei der Erhaltung fossiler Reste eine zu große Rolle spielt, wie das Nichtfinden mesozoischer *Diplopoda* beweist, läßt sich als positives Ergebnis der bisherigen Forschungen nur die anscheinend große Konstanz *Diplopoden*-artiger Formen feststellen, die mit zu den ältesten bekannten Tracheenatmern gehören.

Diagnosen der Myriapoda-Gruppen.

1. und 2. Ordnung: *Symphyla* und *Pauropoda* nur rezent.
3. Ordnung: *Diplopoda*. Ringelwurmähnliche, tracheenatmende Landbewohner mit vielen runden Segmenten mit je zwei Paaren kurzer Beine. Rezent und Alttertiär, unsichere im Oberkarbon bis Devon.
4. Ordnung: *Chilopoda*. Von den vorigen durch einfache, dorsoventral platte Segmente mit je einem Paar langer Beine verschieden. Rezent und Tertiär Europas.[1])

Literatur.

Fritsch, A.: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Bd. 4, Prag 1901.

Woodward, H.: Notes on some Crustaceans and two Myriapods from the lower Coal measures near Colne, Lancashire. Geol. Magaz., Dec. 5, Bd. 2, London 1905.

6. Klasse: Insecta (Hexapoda).

Die so formenreichen Insekten stimmen alle darin überein, daß bei reifen Tieren *(Imagines)* der einheitliche Kopf vier Paar einfache Extremitäten, der davon getrennte und aus drei Segmenten bestehende Thorax drei Paar und dorsal meist zwei Paar Flügel trägt, während das Abdomen bis zu 11 Segmente umfaßt und höchstens umgewandelte Gliedmaßen besitzt. Stets sind die Extremitäten einfach, und endlich ist der Chitinpanzer der Segmente in Rücken- und Bauchschienen geteilt, an deren Grenze die Tracheenmündungen liegen.

Trotz ihrer enormen Artenzahl ist die Klasse also sehr einheitlich. Zu ihrer Einteilung sind verschiedene Details wichtig; zunächst

1) Verbreitungstabelle auf Seite 313!

die Ausbildung der drei Paar Mundgliedmaßen, die bei niederen Formen zum Kauen und Beißen, bei höheren zum Lecken, Saugen oder Stechen dienen, im Detail auch die Gestalt des einen Fühlerpaares. Weiterhin ist von Bedeutung, ob der Thorax von den zwei anderen Abschnitten mehr oder weniger gut abgetrennt ist, und ob seine drei Segmente (Pro-, Meso- und Metathorax) gleichartig ausgebildet sind oder nicht. Das letztere hängt damit zusammen, ob die Beine zum Laufen, seltener zum Schwimmen, dienen und gleichartig sind, oder ob ein Paar zu Grab-, Raub- oder Sprungbeinen differenziert ist, vor allem aber mit der Ausbildung der Flügel. Sie fehlen den niedersten Insekten und sind bei tiefer stehenden an den zwei hinteren Segmenten gleichgroße, zarte und gleichartig geaderte Chitinlamellen ausgebildet, und ihre Adern, d. h. stärker chitinisierte Tracheenverästelungen, zeigen eine Zahl selbständiger Längsstämme, die durch ein Netz feiner Queradern verbunden sind (Fig. 387). Bei höherer Differenzierung wird die Aderung weniger dicht, und es treten charakteristische Änderungen in ihrem Verlauf auf. Außerdem wird die Größe und Aderung der zwei Paare verschieden, die zarten Flügel werden in der Ruhelage zusammenfaltbar, besonders die Vorderflügel aber oft lederartig oder zu dicken Deckflügeln, und häufig werden die hinteren oder beide Paare rückgebildet.

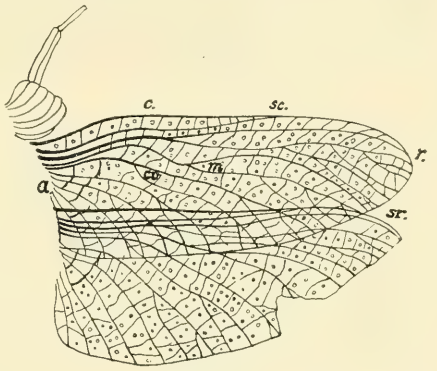


Fig. 387.
† *Homoioptera Woodwardi Brogniart* (1893) (*L.* †*Palaeodictyoptera, F.* †*Homoiopteridae*). Oberes Oberkarbon, Commentry, Dep. Allier, Frankreich. Abdruck der rechten Hälfte $^2/_3$. Primitive gleichartige Flügel. Namen der Hauptadern: *c Costa, sc Subcosta, r Radius, s.r. Sector Radii, m Medialis, cu Cubitus, a Anales.*

Damit hängt zusammen, daß die Entwicklung aus den stets ungeflügelten Jugendstadien bei primär flügellosen Insekten eine allmähliche ist (Ametabolie), bei geflügelten aber eine Metamorphose (Hemimetabolie), in die bei den höchststehenden ein Ruhe-(Puppen-)Stadium eingeschaltet ist (Holometabolie).

Der Hinterleib, der meist aus 9 bis 10 Segmenten besteht, trägt am letzten bei niederen Formen Extremitätenreste, die *Cerci* (Fig. 388, S. 318), und läßt bei der steten Trennung der Geschlechter Geschlechtsunterschiede besonders oft erkennen.

Die Insekten bevölkern in zahlloser Menge alle Länder und zeigen

hier die mannigfachsten Anpassungen, wenige leben im Wasser, doch sind vielfach die Larven an das Wasserleben angepaßt (amphibiotische Insekten). Manche Larven und viele Imagines leben als Ektoparasiten.

Nach der Flügelausbildung trennt man zwei Unterklassen, die *Apterygogenea* und *Pterygogenea*, innerhalb deren nach der Bildung der Mundteile, und bei letzteren besonders der Flügel, Ordnungen oder Legionen unterschieden werden.

1. Unterklasse: Apterygogenea.

Die primär flügellosen und daher ametabolen Insekten erweisen sich auch sonst als primitiv, indem sie meist nur Punktaugen, einfache Antennen und beißende Mundgliedmaßen, gleichartige Gehfüße und ein mit *Cerci* und rudimentären Extremitäten versehenes Abdomen besitzen.

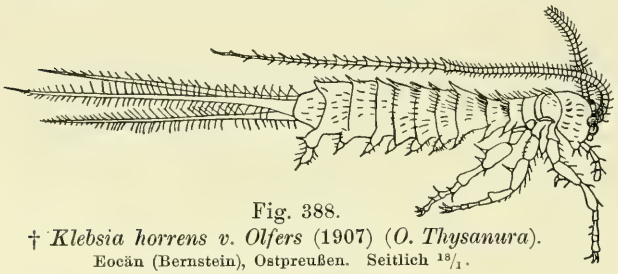


Fig. 388.
† *Klebsia horrens v. Olfers* (1907) (*O. Thysanura*).
Eocän (Bernstein), Ostpreußen. Seitlich $^{18}/_{1}$.

Die nicht zahlreichen, an feuchten dunklen Orten lebenden Tierchen lassen sich in drei Ordnungen teilen, von welchen die augenlosen ***Campodeidea*** mit zehngliedrigem Abdomen nur durch eine rezente Art im eocänen baltischen Bernstein vertreten sind. Die ***Collembola*** aber, die nur sechs Abdominalsegmente und meistens einen Springapparat statt einfacher *Cerci* haben, sind dort in zahlreicheren z. T. ausgestorbenen Genera vorhanden, und die ***Thysanura,*** welche durch besser entwickelte Mundwerkzeuge und Augen, sowie durch elf Abdominalsegmente sich vor beiden auszeichnen, wenigstens in einigen (Fig. 388).

2. Unterklasse: Pterygogenea.

Die höchstens sekundär nicht geflügelten Insekten besitzen allermeist ein Paar Facettenaugen, sind wenige Millimeter bis Zentimeter, selten einige Dezimeter groß und zeigen die oben angedeuteten mannigfachen Differenzierungen, nach welchen ihr Formenreichtum sich in zehn Legionen mit meist mehreren Ordnungen teilen läßt. Bis auf die Parasiten haben sie alle fossile Vertreter, die ältesten schon im Oberkarbon.

Die Angehörigen der vier Legionen hemimetaboler, seltener ametaboler Insekten sind gewöhnlich mäßige oder schlechte Flieger oder flügellos und erweisen sich fast stets in ihren einfachen Fühlern,

beißenden Mundgliedmaßen und dem vollsegmentierten, mit *Cerci* versehenen Abdomen als primitiv. Ihre Flügel und besonders ihre Beine sind aber oft differenziert.

1. Legion: Orthoptera.

Abgesehen von flügellosen und dann beinahe ametabolen Formen haben die oft stattlichen Geradflügler meist schmalere und derbere Vorderflügel und größere zusammenfaltbare Hinterflügel. Von ihren sechs Ordnungen ist die

1. **Ordnung: Dermaptera** durch kurze Vorder- und große Hinterflügel oder Flügellosigkeit, sowie durch zangenförmige *Cerci* ausgezeichnet. Verwandte dieser Ohrwürmer fand man nur im Tertiär fossil, Angehörige der

2. **Ordnung,** der flügellosen **Diploglossata,** überhaupt nicht. Dagegen sind Angehörige der weiteren Ordnungen, deren Vorderflügel meist derb und deren Hinterflügel häufig fächerförmig sind, fossil besser vertreten.

3. **Ordnung: Mantoidea.** Die durch starke Raubbeine ausgezeichneten Gottesanbeterinnen und Verwandte, Bewohner wärmerer Länder, kommen allerdings nur in wenigen Exemplaren im Tertiär, Lias und wohl schon im obersten Perm Europas vor.

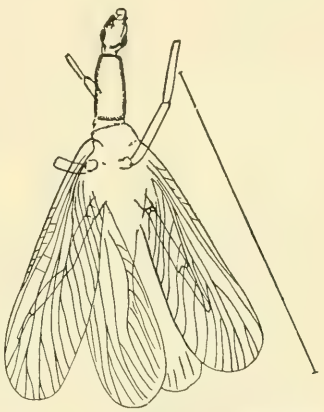


Fig. 389. † *Spaniodera ambulans Handl.*(1906) (*U.O.*†*Protorthoptera, F.* † *Spanioderidae*). Oberkarbon, Mazon Creek, Illinois, Nordamerika. Abdruck $^1/_1$.

4. **Ordnung: Phasmoidea.** Ebenso finden sich die jetzt tropischen Gespenstheuschrecken, welche sich von ihnen vor allem durch den Besitz gleichartiger Beine und oft auch durch Flügelrückbildung unterscheiden, auch nur sehr selten im Tertiär. Doch gehört vielleicht †*Chresmoda*, eine Wasserläufer-ähnliche Form des obersten Jura von Mittelfranken, hierher.

5. **Ordnung: Saltatoria.** Heuschrecken, Grillen und Verwandte, d. h. in der Regel mit Sprungbeinen versehene *Orthoptera* kennt man aus dem Diluvium, Tertiär und Jura, und als †*Protorthoptera*, d. h. in den Flügeln primitiver auch aus dem unteren Perm und Oberkarbon (Fig. 389).

6. **Ordnung: Blattoidea.** Die dorsoventral etwas platten und mit Laufbeinen versehenen Schaben, deren Vorderflügel oft feste Decken

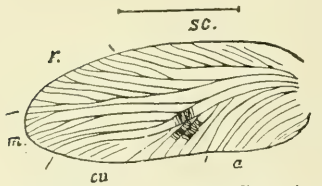


Fig. 390. † *Phyloblatta Saueriana Schlechtendal* (*O. Blattoidea*, *F.* † *Archimylacridae*).
Oberes Oberkarbon (Ottweiler Stufe), Löbejün, Sachsen (aus Handlirsch 1907). Abdruck des Vorderflügels $^1/_1$. *sc Subcosta*, *r Radius*, *m Medialis*, *cu Cubitus*, *a Anales.*

bilden, sind wie die vorigen verbreitet, aber auch in der oberen Trias und je eine im oberen Perm und in der oberen Kreide gefunden. Den paläozoischen (Fig. 390) reihen sich noch die gleichalterigen † *Protoblattoidea* an, deren Flügel etwas primitiver sind.

2. Legion: Archiptera.

Mit zarten, meist gleichartigen und dichtgeaderten oder rückgebildeten Flügeln und mit Laufbeinen versehene Insekten, deren Larven vielfach im Wasser leben, werden zu einer etwas heterogenen Legion zusammengefaßt. Ihre sechs wenig umfangreichen Ordnungen sind alle fossil vertreten.

1. Ordnung: Corrodentia. Nur die Familiengruppe der Holzläuse, *Psocidae*, die viel kleinere hintere als vordere oder gar keine Flügel und nie *Cerci* haben, sowie die der tropischen Termiten, *Isoptera*, deren geflügelte Formen gleichgroße Flügelpaare besitzen, finden sich fossil im Diluvium und Tertiär.

2. Ordnung: Embioidea. Meist flügellose oder mit schwach geaderten gleichartigen Flügeln versehene Bewohner warmer Länder sind fossil wie die vorigen verbreitet.

3. Ordnung: Ephemeroidea. Die Eintagsfliegen, deren Hinterflügel klein sind oder fehlen, finden sich aber außerdem schon im Jura und unteren Perm.

4. Ordnung: Perloidea. *Archiptera* mit gleichartigen weitmaschigen Flügeln und ohne *Cerci* kennt man fossil nur aus dem Tertiär und mittleren Jura und vielleicht auch aus dem unteren Perm.

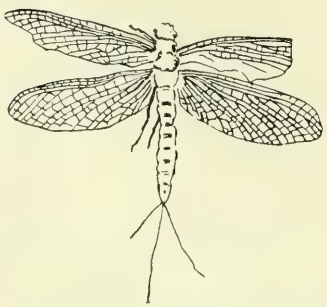


Fig. 391. † *Triploseba pulchella Brogniart sp.* (1893) (*U. O.* † *Protephemeroidea*, *F.* † *Triplosebidae*).
Oberes Oberkarbon, Commentry, Dep. Allier, Frankreich. Abdruck $^1/_1$.

5. Ordnung: Odonata. Die Libellen, deren fast gleiche Flügel dicht geadert sind, fand man auch nur im Tertiär und im Jura fossil.

Doch kann man vereinzelte, in den Flügeln etwas primitivere Formen im Unterperm und Oberkarbon an *Embioidea*, *Ephemeroidea* (Fig. 391), *Perloidea* und mehrere an *Odonata* anschließen. Zu letzteren gehören die größten bekannten Insekten (Fig. 398, S. 326).

6. Ordnung: Thysanoptera. Kleine Insekten, die flügellos sind oder schmale, wenig geaderte Flügel haben, und die sich durch saugende Mundgliedmaßen von den anderen *Archiptera* unterscheiden, sind nur im Oligocän und Eocän nachgewiesen.

3. Legion: Rhynchota.

Die Schnabelkerfe sind in der Ausbildung eines stechenden Schnabels und in dem Mangel von *Cerci* höher spezialisiert als die meisten Hemimetabolen. Von ihren zwei Ordnungen ist die

1. Ordnung: Homoptera, die Cicaden und Blattläuse, durch zarte, meist gleichartige, nur manchmal rückgebildete Flügel charakterisiert, die

2. Ordnung: Hemiptera, die Wanzen, durch Verdickung der Basis der Vorderflügel. Während manche *Homoptera* Sprungbeine haben, besitzen einige Wanzen Schwimmfüße, wenige auch Raubfüße. Beide Ordnungen sind im Diluvium, Tertiär, obersten und unteren Jura vertreten. Vereinzelte primitivere *Rhynchota* im untersten Jura und im Perm Europas (Fig. 392) lassen sich nicht in die Ordnungen einreihen.

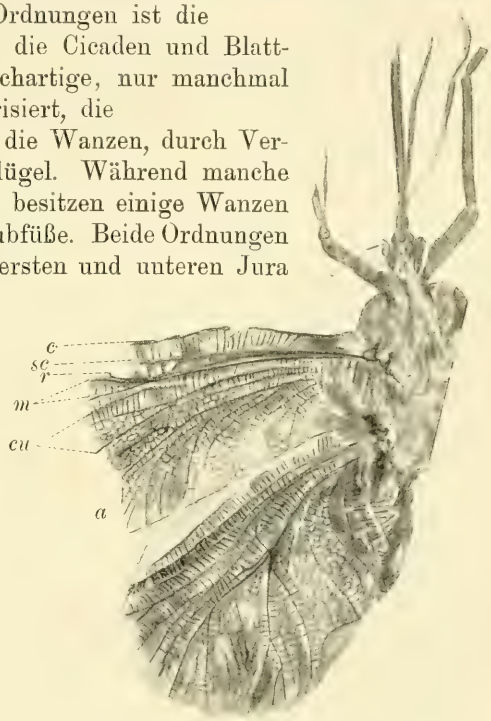


Fig. 392. † *Eugereon Boekingi Dohrn* (*U. O.* † *Protohemiptera*, *F.* † *Eugereonidae*).
Unteres Perm (Rotliegendes), Birkenfeld, Rheinprovinz (aus Handlirsch 1907).
Abdruck des ältesten stechenden Insektes $^3/_4$. *c Costa, sc Subcosta, r Radius, m Medialis, cu Cubitus, a Analcs.*

4. Legion: †Palaeodictyoptera.

Im Oberkarbon kommen außer den schon erwähnten sowie vereinzelten unsicheren Formen wenig spezialisierte große Insekten vor, deren Larven wohl im Wasser lebten und sich allmählich in die geflügelten Imagines umbildeten, die wie sie wahrscheinlich nur beißende Mundgliedmaßen und einfache Fühler besitzen. Sie haben gleichartige Brustsegmente mit Lauffüßen, am ersten sind oft kleine flügelähnliche Anhänge vorhanden, und die vier gleichartigen, großen, zarten Flügel haben alle primitive Längsadern, die durch ein regelloses Netz verbunden sind, und scheinen nicht, wie in der Regel bei Insekten, in der Ruhe zusammenfaltbar und auch horizontal, sondern nur vertikal be-

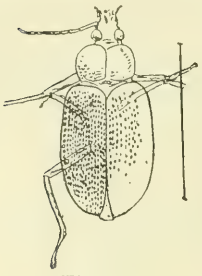


Fig. 393.
† *Procalosoma minor Handl.* (1907) (*L. Coleoptera, F. Carabidae*). Oberster Jura (Lithographie-Plattenkalke), Solnhofen, Mittelfranken. Abdruck $^{1,3}/_{1}$ circa.

weglich gewesen zu sein (Fig. 387, S. 317). An ihrem gestreckten Abdomen sind stets *Cerci* ausgebildet, es sind dies also die primitivsten der geflügelten Insekten.

Die folgenden holometabolen Insekten, die großenteils gute Flieger sind, haben zwar fast stets gleichartige Gehfüße, in der häufigen Komplizierung der Fühler und Mundgliedmaßen und in dem vorwiegenden Mangel von *Cerci* erweisen sie sich aber als höher spezialisiert als die Hemi- und Ametabolen.

5. Legion: Coleoptera.

Die sehr artenreichen Käfer, welche kauende Mundgliedmaßen besitzen und deren vordere feste Deckflügel die zarten Hinterflügel und meistens den ganzen Körper hinter dem Prothorax decken, sind in anscheinend wenig abweichenden Formen bis in die obere Trias zurückzuverfolgen. Da aber gewöhnlich nur Deckflügel, selten auch die anderen Flügel, Beine und Fühler bekannt sind, lassen sich die fossilen großenteils nicht in ihre Abteilungen einreihen (Fig. 393).

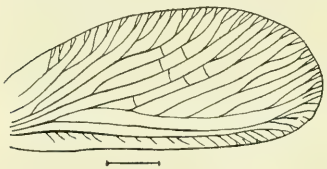


Fig. 394. † *Prohemerobius dilaroides Handl.* (1907) (*O. Neuropterida, F.* † *Prohemerobiidae*). Oberer Lias, Dobbertin, Mecklenburg. Flügelabdruck $^{5,4}/_{1}$.

Von den kleinen ***Strepsiptera,*** die sich ihnen wohl anschließen, und die nur im männlichen Geschlecht große Hinterflügel haben, ist wenigstens eine Art im eocänen baltischen Bernstein gefunden.

6. Legion: Neuroptera.

In ihren zarten, gleichartigen Flügeln, meist beißenden Mundgliedmaßen und manchmal vorhandenen *Cerci* ähneln die holometabolen schlanken *Neuroptera* sehr den *Archiptera*. Von ihren drei Ordnungen sind die Angehörigen der

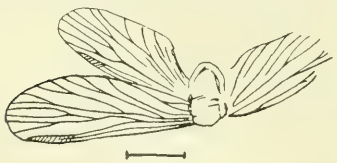


Fig. 395.
† *Necrotaulius furcatus Giebel* (*O. Trichoptera, F.* † *Necrotauliidae*). Unterer Lias, England (nach Westwood und Brodie 1845 aus Handlirsch 1907). Abdruck $^{3,8}/_{1}$.

1. Ordnung: Neuropterida durch netzförmig geaderte Flügel, deren hinteres Paar selten schmal oder rückgebildet ist, ausgezeichnet. Fossile kennt man aus dem Diluvium und Tertiär und in Europa auch aus dem obersten und unteren Jura, sowie aus der älteren Trias (Fig. 394).

2. Ordnung: Panorpatae. Die Schnabelfliegen mit schnabelförmigem Kopf und schmalen gleichartigen Flügeln und die

3. Ordnung: Trichoptera (Phryganoidea), die Köcherfliegen, welche saugende Mundgliedmaßen und oft vergrößerte Hinterflügel haben, und deren meist im Wasser lebende Larven röhrenförmige Gehäuse aus Fremdkörpern bauen, finden sich fossil im Tertiär und im europäischen Jura (Fig. 395). Ersteren sind vielleicht die oberkarbonischen † ***Megasecoptera,*** wohl hemimetabole Formen mit aderarmen gleichartigen Flügeln und mit *Cerci*, verwandt.

Fig. 396.
† *Limacodites mesozoicus Handl.* (1907) (*O. Lepidoptera, F.* † *Palaeontinidae*).
Oberster Jura (Lithographie-Plattenkalke), Eichstädt, Mittelfranken. Rekonstruktion $^2/_3$.

7. Legion: Lepidoptera.

Die Schmetterlinge, ausgezeichnet durch einen Saugrüssel und zarte beschuppte Flügel, die fast keine Queradern enthalten, und wovon die vorderen in der Regel die größeren sind, kennt man aus dem Diluvium und Tertiär. Die ältesten aus dem obersten und mittleren Jura der alten Welt (Fig. 396) sind den *Leontinidae* Australiens verwandt, welche noch nicht an das Honigsaugen aus Blüten angepaßt sind.

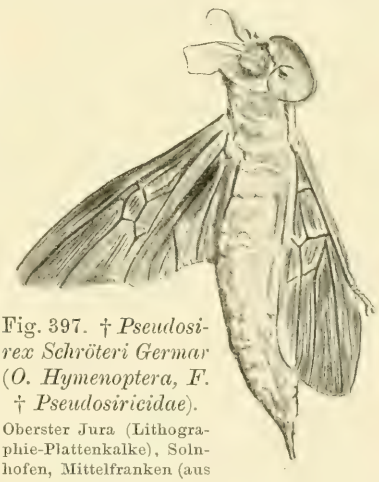


Fig. 397. † *Pseudosirex Schröteri Germar* (*O. Hymenoptera, F.* † *Pseudosiricidae*).
Oberster Jura (Lithographie-Plattenkalke), Solnhofen, Mittelfranken (aus Oppenheim 1885). Abdruck $^3/_4$.

8. Legion: Hymenoptera.

Die Hautflügler (Wespen, Ameisen und Bienen) haben zarte, aderarme Flügel, wovon die vorderen viel größer sind als die hinteren, beißende oder leckende Mundgliedmaßen und manchmal auch kurze *Cerci*. Ihr meist scharf abgesetztes (gestieltes) Abdomen **(Ordnung *Apocrita*)** trägt bei Weibchen einen Legebohrer oder Stachel. Fossile kennt man aus dem Diluvium und Tertiär, aus dem obersten Jura aber nur Holzwespen ähnliche **(Ordnung *Symphita*)** mit sitzendem Abdomen (Fig. 397).

9. Legion: Diptera.

Die kleinen Mücken und Fliegen, die nur gut ausgebildete, zarte und aderarme Vorderflügel haben, sich durch saugende oder stechende

Mundgliedmaßen und oft durch ein gestieltes, kurzes Abdomen auszeichnen, und deren Larven nicht selten im Wasser leben, finden sich nicht nur im Diluvium und Tertiär (Fig. 1, S. 5), sondern auch im Jura der alten Welt bis zum oberen Lias.

10. Legion: Aphaniptera.

Die Flöhe sind fossil nicht sicher nachgewiesen.

Die geologische Verbreitung und die Entwicklung der Insekten.

Jetzt spielen die Insekten auf dem Lande eine ungeheure Rolle, manche und besonders viele Larven auch im Süßwasser und zahlreiche als Ektoparasiten. Fossil sind von den meist zarten und kleinen Tieren, abgesehen von der vorzüglichen Erhaltung in känozoischem Harz (Kopal und Bernstein), nur die Flügel in Abdrücken häufiger gut erhalten vor allem in feinkörnigen Schiefern, in Süßwasser- oder Meeresablagerungen, wohin die Reste geweht oder geschwemmt sind; auch finden sich manchmal die Gehäuse der Phryganidenlarven, Bohrgänge in Holz oder Pflanzengallen als mehr oder weniger charakteristische Fossilien. Dementsprechend sind Parasiten fast nie, in den Bernsteinschichten vor allem Bewohner der Bernsteinfichtenwälder und sonst vorzugsweise solche geflügelte Insekten oder deren Larven erhalten, die Wasser oder dessen Nähe bevölkerten.

Abgesehen vom Diluvium kennt man die ehemaligen Faunen fast nur aus dem Gebiet der jetzigen nördlichen gemäßigten Zone und nur an wenigen Orten in einigen Formationsstufen in zahlreichen genügend erhaltenen Resten. Deshalb stehen den etwa 380 000 rezenten Arten an fossilen nur ungefähr 5800 känozoische, unter 1000 mesozoische und kaum 900 jungpaläozoische gegenüber.

Die diluvialen Insekten, die vor allem aus Europa und aus dem Kopal Afrikas stammen, sind höchstens den Arten oder seltener den Genera nach von den jetzigen verschieden; die tertiären sind am häufigsten im Miocän von Florissant in Colorado und besonders im eocänen preußischen Bernstein, auch treten im Mitteltertiär gelegentlich Phryganidenlarvengehäuse gesteinsbildend auf, aus dem Pliocän und Paleocän sind aber Insekten noch kaum bekannt. Abgesehen von erheblichen Unterschieden in der geographischen Verbreitung und der relativen Häufigkeit mancher Gruppen — im Bernstein sind unter anderen Bewohnern wärmerer Länder z. B. die jetzt nur tropischen Termiten nicht selten — sind noch lebende Familien und vielfach

auch Genera, aber fast nie lebende Arten aus allen überhaupt fossil gefundenen rezenten Ordnungen vertreten.

Aus der Kreideformation kennt man nur aus Europa und Nordamerika sehr seltene Reste und aus dem Jura nur aus Europa und Sibirien und hier wenigstens aus dem obersten von Franken (Lithographie-Plattenkalke) und dem unteren von West- und Mitteleuropa zahlreiche. Es finden sich zwar fast nur rezente Ordnungen und viele noch lebende Familien, aber doch auch zahlreiche ausgestorbene. *Saltatoria* (nur *Locustoidea*), *Blattoidea*, *Odonata*, *Rhynchota*, auch *Trichoptera* und primitivere *Diptera (Orthorrhapha)* sind nicht selten, im obersten Jura auch *Neuropterida*, am häufigsten sind aber die leider nie gut bestimmbaren *Coleoptera*.

Sie finden sich auch in der alten Welt in der oberen Trias neben wenigen *Blattoidea* und zwei *Neuroptera* der Untertrias, den ältesten Holometabolen. Ebenso sind aus dem oberen Perm Rußlands nur zwei *Mantoidea* und zwei primitive *Rhynchota* bekannt.

Aus dem unteren Perm und besonders aus den Kohlenschichten des Oberkarbons von Westeuropa und Nordamerika kennt man aber außer meist sehr seltenen Verwandten anderer hemimetaboler Gruppen zahlreiche *Blattoidea* und aus letzterem auch † *Palaeodictyoptera*.

Von einem genügend begründeten Stammbaum der Insekten kann bei dem dargelegten Stand des Wissens keine Rede sein, auch wird das Verhältnis der geflügelten zu den *Apterygogenea* durch deren Bernsteinformen natürlich nicht geklärt. Doch ist nicht nur bewiesen, daß die *Pterygogenea* trotz vielfacher Spezialisierung ein alter Stamm und im ganzen ziemlich konstant sind, sondern wir haben auch schon sehr wichtige Anhaltspunkte für ihre innere Stammesentwicklung.

Es scheinen nämlich Formen, die den † *Palaeodictyoptera* angehören oder sehr nahe stehen, den direkten Ausgangspunkt vieler Ordnungen zu bilden. Denn sie hatten im Oberkarbon ihren Höhepunkt, und hier wie im Perm leiten einzelne Formen besonders im Flügelbau zu rezenten Ordnungen der Hemimetabolen über, z. B. † *Eugereon* (Fig. 392 S. 321) als ältestes Insekt mit stechenden Mundgliedmaßen zu den *Rhynchota*.

Da aber im Oberkarbon die *Blattoidea* schon ihren Höhepunkt hatten, von dem an sie an relativer Bedeutung ständig abnehmen, und stattliche bis riesige Formen auch eine Blütezeit anderer Gruppen anzeigen (Fig. 398, S. 326), muß die unbekannte Vorgeschichte der geflügelten Insekten weit zurückgehen. Die Herausbildung der holo-

metabolen Insekten, die vom Mesozoikum an herrschen, ist infolge der Dürftigkeit von Resten vom Mittelperm bis zur oberen Trias und infolge unserer fast völligen Unkenntnis der vortriassischen Insekten der Südkontinente, auf welchen nach einer permokarbonischen Eiszeit die mesozoischen Pflanzentypen zuerst auftreten, nicht klarzustellen.

Da im Jura manche rezente Familien, ja selbst vereinzelte noch lebende Genera vorhanden sind, kann man von ihm an fast nur Entwickelungen innerhalb der Ordnungen annehmen, so z. B. ist wichtig, daß die *Neuropterida* schon in ihm, nach dem Vorkommen von Riesenformen zu schließen, ihren Höhepunkt gehabt zu haben scheinen, daß die *Homoptera* im Gegensatz zu jetzt häufiger waren als die *Hemiptera*, daß nur primitivere *Saltatoria*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* und *Diptera* vorhanden waren, und daß staatenbildende und an Blüten angepaßte Formen noch fehlten.

Da in der Kreide, in welcher die ersten Blütenpflanzen auftreten, wie im Paleocän fast keine Insekten gefunden sind, fehlt endlich jeder sichere Anhalt über die Entwicklung der känozoischen Fauna, die im wesentlichen der lebenden gleicht.

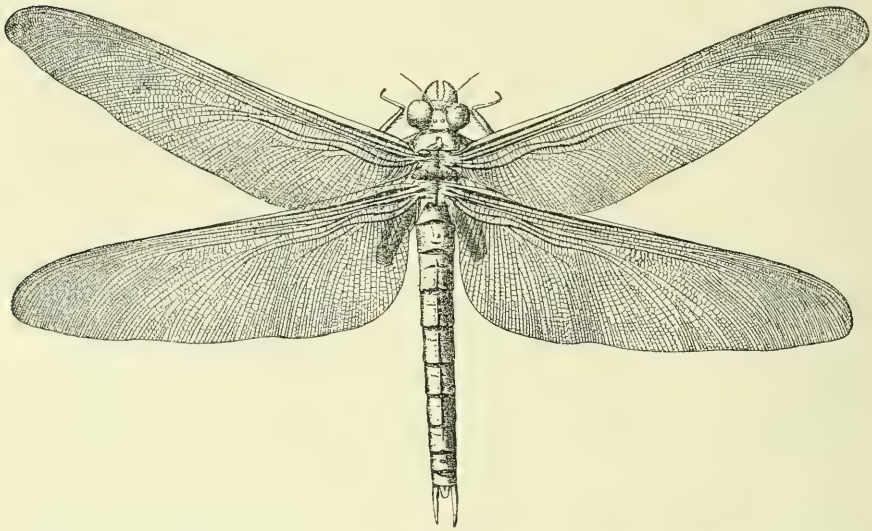


Fig. 398. † *Meganeura Monyi Brogniart* (*O.* † *Protodonata, F.* † *Meganeuridae*).
Oberes Oberkarbon, Commentry, Dep. Allier, Frankreich (aus Abel nach Handlirsch 1908).
Verkleinerte Rekonstruktion des größten Insektes von $^3/_4$ m Flügelspannweite.

Diagnosen der größeren Insektengruppen.

1. Unterklasse: *Apterygogenea*. Primär ungeflügelte, sehr kleine Landbewohner ohne Metamorphose. Drei rezente Ordnungen, auch im Eocän.
2. Unterklasse: *Pterygogenea*. Geflügelte oder sekundär ungeflügelte Insekten, meist mit Metamorphose. Rezent bis Oberkarbon.

A) Fast nur beißende Insekten mit allmählicher oder fast ohne Metamorphose.

1. Legion: *Orthoptera*. Mit meist derben, schmalen Vorder- und zarten, großen Hinterflügeln oder flügellos. Beine oft differenziert. 6 Ordnungen. Rezent bis Oberkarbon.
2. Legion: *Archiptera*. Mit zarten, meist gleichartigen, dichtgeaderten Flügeln oder flügellos und mit Laufbeinen. Larven oft im Wasser. 6 Ordnungen. Rezent bis Oberkarbon.
3. Legion: *Rhynchota*. Mit Stechschnabel, zarten, gleichartigen oder vorderen halbfesten Flügeln, z. T. mit differenzierten Beinen. 2 Ordnungen. Rezent bis Unterperm.
4. Legion: † *Palaeodictyoptera*. Beißend, mit zarten, gleichartigen Flügeln, diese nicht zusammenfaltbar, Geäder primitiv. Mit Gehfüßen. Larven wohl im Wasser. Oberkarbon.

B) Insekten mit Puppenstadium. Beine selten, Mundgliedmaßen und Fühler oft spezialisiert.

5. Legion: *Coleoptera*. Beißend, mit festen Deckflügeln. Land- und Süßwasser. 3 Ordnungen. Rezent bis obere Trias.
6. Legion: *Neuroptera*. Beißend, mit zarten, gleichartigen Flügeln. Larven oft im Wasser. 3 Ordnungen. Rezent bis untere Trias, fragliche wohl hemimetabole Verwandte im Oberkarbon
7. Legion: *Lepidoptera*. Saugend, mit zarten, beschuppten Flügeln. 2 Ordnungen. Rezent bis Dogger.
8. Legion: *Hymenoptera*. Beißend oder leckend, mit zarten, aderarmen Flügeln. 2 Ordnungen. Rezent bis Malm.
9. Legion: *Diptera*. Saugend oder stechend, nur mit zarten, aderarmen Vorderflügeln. 2 Ordnungen. Rezent bis oberer Lias.
10. Legion: *Aphaniptera*. Flügellose Ektoparasiten. Nur rezent.

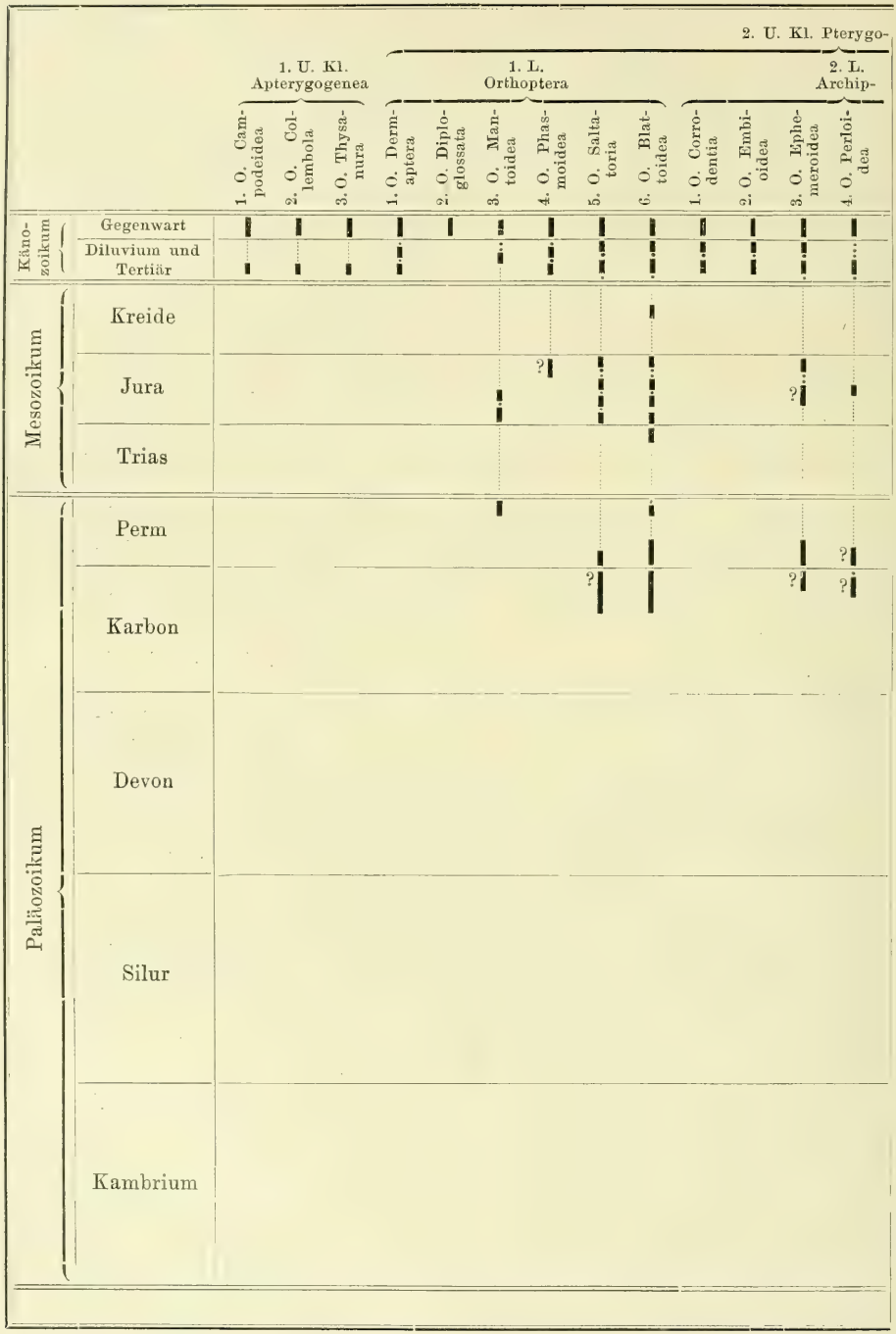
Literatur.

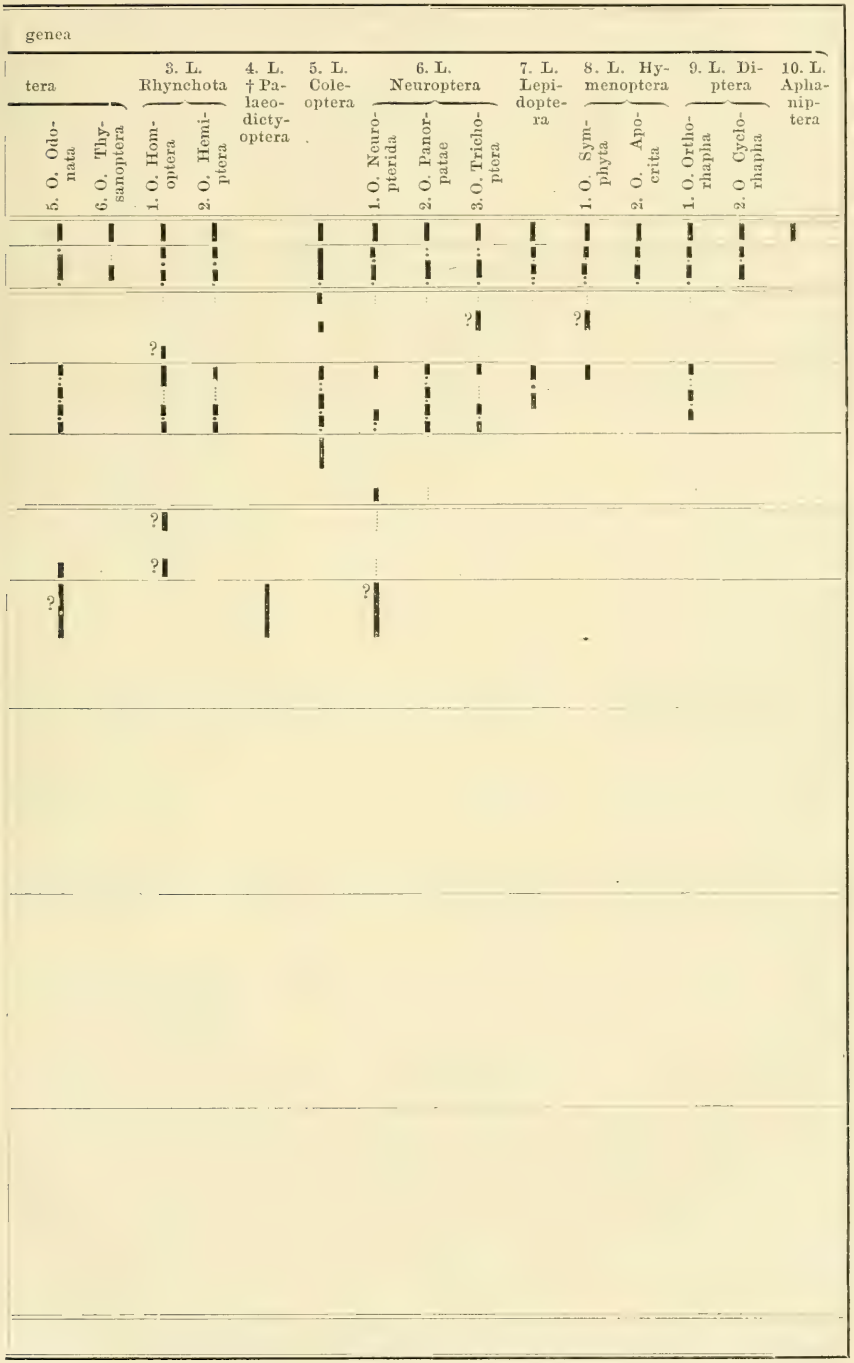
Bode, A.: Orthoptera und Neuroptera aus dem oberen Lias von Braunschweig. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanstalt. Bd. 25, Berlin 1904.

Handlirsch, A.: Die fossilen Insekten. Leipzig 1906—1908.

Olfers, W. M. v.: Die Urinsekten Thysanura und Collembola im Bernstein Schrift. physik. ökon. Ges., Jahrg. 48, Königsberg 1907.

Sellards, E. H.: Types of permian Insects. Amer. Journ. Sci., Ser. 4, Bd. 22, 23, New Haven (Conn.) 1906, 1907.


1. U. Kl. Apterygogenea
1. O. Campodeidea
2. O. Collembola
3. O. Thysanura
2. U. Kl. Pterygo-
1. L. Orthoptera
1. O. Dermaptera
2. O. Diploglossata
3. O. Mantoidea
4. O. Phasmoidea
5. O. Saltatoria
6. O. Blattoidea
2. L. Archip-
1. O. Corrodentia
2. O. Embioidea
3. O. Ephemeroidea
4. O. Perloidea
Känozoikum
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Mesozoikum
Kreide
Jura
Trias
Paläozoikum
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium


genea
tera
3. L. Rhynchota
4. L. † Palaeodictyoptera
5. L. Coleoptera
6. L. Neuroptera
7. L. Lepidoptera
8. L. Hymenoptera
9. L. Diptera
10. L. Aphaniptera
5. O. Odonata
6. O. Thysanoptera
1. O. Homoptera
2. O. Hemiptera
1. O. Neuropterida
2. O. Panorpatae
3. O. Trichoptera
1. O. Symphyta
2. O. Apocrita
1. O. Orthorhapha
2. O Cyclorhapha

Register.

Die wichtigsten Seitenzahlen sind durch dicken Druck, Seiten mit einschlägigen Abbildungen durch einen * ausgezeichnet.

Abdomen 271, **272**, 275*, 276*
Abdominalfüße 290
Abdominalschild 306
Abdrücke von Weichteilen 9
Abnutzung der Hartteile 27
Acalephae **76**
Acantharia 44, 45
Acarina 311
Acervularia 92*
Achsenkanäle 79, 113*, **116**, 119*
Achsenskelett 23, 24, 78
Achsenstab 75
Acidaspidae **284**
Aclisina 223
Acrotretidae 184
Actaeonella 225*
Actaeonidae **225***, 228, 230, 231
Actinocrinidae 122*, 123*
Actinopoda **164**, 168
Actinacis 90*
Actinaria 84
Actinoceras 236*
Actinometra 122
Actinostroma 72*
Adambulacralia 139, 140*, 141*, 143
Adduktormuskel 278
Aeger 291*
Aeglina 297
Aegoceratidae **247**, 254, 258*
A-Form 15*, 35, 36, 40
Afterröhre **116**, 119, 123*
Afterskorpione 311, 314
Afterspinnen **310**
Agelacrinus 133*, 136
Agglutinantia 33, 36, 44
aggregiertes Auge 280, 285*
Agnostidae **283***, 299
Agnostus 280, 283*
Albertus Magnus 2
Alcyonacea **79***
Alcyonaria **78**, 79, 96, 104
Alcyonidae 104
Alcyonoidea **79**
Allorisma 213
Alter der Fossilien 17
Altersverschiedenheiten 27, 217
Alveole 250, 252
Alveolina **38**, 40, 41, 42
Alveopora 91
Amaltheidae **247**, 248, 254, 258*
Amaltheus 16*
Amberleya 230
Ambonychiidae **210**
Ambulacralia 134, 139, 140*, 141*, 142, 143, 145
Ambulakralsystem 112
Ameisen **323**
Ametabolie 317
Ammodiscus 34
Ammoniten 24*, **239**, 254, 255, 261, 297
Ammonites 243
Ammonitida 244, **246**, 257, 258*, 260*
Ammonoidea 27*, **239**, 241, 242, 243, 244, 253, 254 255, 256, 257, 261, 263, 264
Ammonshörner **239**
Amoebina 31, 49
Amphiastraeidae 89*, **90**, 98, 100
amphibiotisch 318
Amphicyclina 187*
Amphidiscophora 58*, **59**
Amphidiske 58*, 59
Amphineura 196*, 197, 261, 262
Amphipoda **287**, 302
Amphistegina 40
Amphoridea 130
Amphymenium 45*
Ampullen 69, 72
Anales 317, 320, 321
Analia 115
Analinterradius 115
Ananchytes 161*
Anaptychus 243
Anarcestes 245*
Andrias Scheuchzeri 2
Anfangskammer 235, 249
angustisellat 239, 240*
Anisomyaria 201*, 203, **209**, 211*, 212*, 213*, 261, 262
Ankylose 23
Annelida **109***, 110, 197, 315
Annulus 281
Annulus occipitalis 279
Anomiidae 199
Anomocladina **63**
Anomura **293**
anormale Wohnkammer 258, 260*
Antedon **117***, 129, 139
Antennen 271, 281
Anthozoa 68, **78**, 104
Anthracomarti 311
Anthracosiidae 25*, 212, **207**
Anthrapalaemon 292*
Anthrapalaemonidae 292
Antipatharia 84, 105
Anwachslinien 131*, 200, 235
Anwachsstreifen 26, 178
Apex 216, 220
Aphaniptera **324**, 327
Apiocrinidae 109, **121***, 135
Apiocrinus 121*, 134
Apocrita **323**
Apodidae 275
Aporosa **89**
Aporrhaidae **224**, 230*
Aporrhais 230* [327
Apterygogenea **318***, 325,

Aptychus 241*, 242, 243*, 260, 286
Apus 275, 281, 298, 299
Arachnoidea 273, 305, 309, 314
Aragonit 9, 19, 84, 215, 233
Araneida 310*, 314
Arbacia 151*
Arbaciina 151
Arca 204*
Arcacea 204*
Arcestes 24*, 246*
Arcestidae 246*, 255
Archaeocidaris 158*
Archaeocidaroidea 158
Archaeocyathida 94*, 98, 99, 100, 105
Archaeocyathus 94*
Archaeolepas 278*
Archaeostraca 286*, 297, 298, 302
Archaikum 16, 17, 18
Archannelida 109
Archimylacridae 320*
Archipolypoda 315*
Archiptera 320*, 321, 322, 327
Area 178, 185, 187, 189, 200, 204*, 208, 209*
Argonauta 238, 243, 249, 253*, 261
Arietites 247
Aristocystites 130*
Armgerüst 178/79*, 191
Armkiemer 176
Artenbegründung 16
Arthropleura 288
Arthropoda 271, 279
Arthrostraca 285, 286, 288, 290, 302
Articulamentum 196
Articulata 109, 113*, 114*, 115*, 117*, 118, 120, 121*, 122*, 134—138, 164
Asaphidae 272*, 281*, 283*, 284, 297
Asaphus 272, 281*, 283*
Ascoceras 238*
Ascoceratidae 237, 238*
Ascodictyonidae 175
Ascones 57
Ascontypus 53, 56
asellat 239, 240*
Asiphonata 221
Aspidobranchia 218, 219, 224, 230, 231, 261 263
Aspidoceratidae 248
Astartidae 205
Asteractinella 60*
Asternata 154, 160, 161, 162
Asteroblastus 130, 131
Asteroidea 140, 146, 164
Asterozoa 113, 139, 145, 146, 164
Astraeidae 86*, 87, 88*, 89, 97, 98, 100
Astraeospongia 60*
Astropecten 140*, 141*, 145
Astrorhizen 71*, 72
Astrorhizidae 33*, 37, 44
Asseln 283, 287
Assilina 39*
Atemröhre 215*
Atemsipho 199*, 217
Atelostomata 154, 155*, 156*, 157*, 161*
Athecalia 88
Athyridae 188
Atrypa 188*
Atrypidae 188*, 190, 191
Aucella 210, 212*
Aucellidae 212*
Auge, aggregiertes 272, 280, 285*
Auge, schizochroales 280
Augenfleck 277*
Augenhöcker 280
Augenlinsen 272*
Auge von Trilobiten 272*
Aulacoceratidae 252*, 253
Aulopora 83*
Auloporidae 83*
Auriculidae 228
Ausguß 215*, 217
Austern 198
Außenlippe 216, 217
Außensattel, s. Externsattel
Autoflagellata 47, 51
Autothecalia 82
Avicenna 2
Avicularia 172*, 174, 176
Aviculidae 201*, 209, 210*, 211, 213, 275
Axillare 115
Axonolipa 74, 75, 99
Axonophora 73, 75, 76, 99
Axophyllidae 94, 92*

Bactrites 239, 245, 257
Balaniden 15, 26, 278*
Balanoglossidae 171
Balantium 225*
Balanus 278*
Band 202, 209*
Bandarea 202, 204*, 208, 209*
Bandfurche 200*, 209
Bandgruben 209, 210, 211*
Bandnymphe, s. Bandfurche
Bärlappgewächse 228
Barroisia 57*
Basalglieder 273
Basalia 115*, 117, 125
Basalplatte 227*, 279
Basalschopf, s. Wurzelschopf
Basommatophora 227, 228*
Bauchmark 273
Bayanoteuthis 252
Bedeutung der Fossilien 11—16
Befestigungsapparat 227*
Belemnitella 252*
Belemnites 80, 109*, 250*, 252*—255, 260
Belemnitiden 252*
Belemnoidea 249, 250*—252*, 254, 260
Belemnoteuthidae 251
Bellerophon 221*
Bellerophontidae 220, 221*, 224, 230, 231, 232
Bellinuridae 306*, 307
Bellinurus 306*
Belosepia 251*, 260
Beloteuthis 251*
Benthos 16
Berenicea 173*
Bernstein 4, 9, 109, 287, 311, 315, 324
Bernstein-Insekten 5*
Beyrichia 277*
B-Form 35, 36, 40
Bienen 323
Billingsellidae 185
Biloculina 36*
biogenetisches Gesetz 13
Biologie der Fossilen 11
Bivalvia 198
Bivium 156
Blastoidea 124, 125*—127*, 128, 130, 131, 135—138, 164
Blastoidocrinus 127
Blattläuse 321
Blattoidea 319, 320*, 325
Blumenbach 2
Bodenbewohner 16

Bohrgänge 324
Bohrlöcher 10, 278
Bohrmuscheln 208*
Bothriocidaris 159*, 161
Bothriocidaroidea 158, 159*
Brachialia 116
Brachiopoda 25, 27*, 133, 171, 176—192, 199, 211
Brachyura 294
Brady 37
Branchiata 273
Branchiopoda 274, 276, 285, 297, 298, 299, 300
Branchipodidae 275
Brogniart 15
Bronn 12
Bronteïdae 281*
Bronteus 281*
Brustregion 279
Brustsegmente 280*, 281, 283
Brutkapseln 172, 174
Brutpflege 243
Bryozoa 24, 25, 81, 83, 171*—176*, 192
Buchiola 209*
Buffon 2
Bugula 174
Bulimidae 228*
Bulimus 228
Bullidae 218
Bunodes 306*
Bursae 126
Bursalspalte 144
Buthiden 309
Byssus 199, 209, 211
Byssusausschnitt 201*, 209*, 212*

Cactocrinus 122
Calcarea 32, 65
Calcarina 40, 42
Calceola 94*
Calceolidae 25*, 94*, 99, 101
Calcispongia 56*, 65, 71
Calianassa 291, 293*
Calianassidae 293*
Callocystites 131*
Calostylis 94
Camerata 118, 122*—123*, 131, 135, 136, 138, 164, 218*
Campanulariae 68, 72, 104
Campodeidea 318
Capitulum 279
Caprinidae 205, 206
Capulidae 218*, 221, 230, 231
Carabidae 322*
Carbonicola 25*
Cardiidae 207
Cardinalzähne 200*, 202
Cardiniidae 207
Cardioconchae 208—209*, 211
Cardiola 209*
Cardita 200*
Carina 278*
Carinaria 224*
Carinolaterale 278*
Carpoidea 124, 131, 132*, 135, 136, 138, 164
Caryocrinidae 131
Caryophyllia 88
Caunopora 72
Cenodiscus 45*
Centronella 189*
Cephalopoda 24*, 25, 195, 196, 226, 229, 232, 263, 264
Cephalothorax 271, 273, 285
Ceraospongia 61, 63, 67
Ceratiocaris 286
Ceratitidae 246, 247, 255, 258, 259*
Ceratites 240, 243, 259*
ceratitische Sutur 240, 259*
Cerci 317, 319, 320
Ceriantharia 84, 105
Cerithiidae 222*, 223
Cerithium 7*, 222*
Cerosphaera 45*
Chama 205, 206
Chaetetes 82, 83*
Chaetetidae 83*
Chaetognathi 109
Chaetopoda 109, 111
Cheilostomata 172*, 173, 174, 175, 176
Cheiruridae 272*
Cheirurus 272*
Chilopoda 316
Chirocrinus 128*
Chironomus 5*
Chitin 19
Chitinhacken 249, 250*, 252
Chitinosa 32, 36
Chitinskelett 271, 273, 315
Chondrophora 251*, 260
Chorda dorsalis 24
Choristoceras 7*, 246
Chresmoda 319
Chuaria 231
Cicaden 321
Cidaridae 150*, 151, 161, 162, 163
Cidaris 20*, 112*, 147*, 150, 163
Cidaroidea 112, 147*, 150*, 158, 161, 162
Cirripedia 26, 274, 278*, 295, 296, 297, 298, 300
Cirrus 116, 134
Cladocera 275
Cladophiurae 144, 164
Climacammina 38*
Climacograptus 75*
Clymenia 240, 241, 243, 244*, 255, 257
Clymeniidae 244*
Clypeaster 154*
Clypeastridae 154*, 162
Clypeastroidea 153, 159, 160, 161, 162
Cnidaria 53, 67, 95, 96, 97, 98, 99
Coccolithes 14, 48*
Coccolithophoridae 48*
Coccosphaera 48*
Cochloceras 246
Codaster 127*
Codasteridae 125*, 127*
Coelenterata 53, 95, 112
Coelenteron 53
Coelhelmintha 109
Coeloma 296
Coeloptychium 59*
Coenenchym 81, 87, 93, 101
Coenenchymröhren 80*, 81
Cönosark 78, 80, 88, 101
Coenothecalia 82
Coleoptera 322*, 325, 327
Collembola 318
Collyrites 156*
Columella 86, 216
Comatulidae 117*, 121, 122, 134, 138
Condylocardia 202*
Conidae 224*
Conocardiidae 209*
Conocardium 209*, 212
Conoclypeus 160*
Conocoryphidae 284
Conodonta 110*, 111
Conorbis 224*

Conularia 227*, 230
Conulariidae 226, 227*, 263, 264
Conus 224*
Copepoda 274, 299, 300
Corallium 79
Corallum 84, 85, 87, 88, 89, 93, 94
Corbula 208
Cornea 272*, 273
Cornuspira 33*, 34, 37, 39, 44
Corona 146, 158, 163
Coronatae 77*, 104
Corrodentia 320
Cosmoceratidae 248*, 253, 254, 258*
Costae 87, 317, 321
Crangopsis 292
Crania 27*, 181*, 184*
Craniacea 27*, 181*, 184*, 192
Craticularia 59*, 65, 184, 190
Crinoidea 114*, 109, 133, 135, 136, 137, 138, 139, 145, 164, 182, 218*
Cristellaria 34*, 38, 42
Crotalocrinidae 120, 136
Crustacea 226, 273
Crura 179*, 187, 191
Cryptocrinus 133
Cryptostomata 173, 174*, 175
Cryptozonia 141, 142*, 164
Ctenobranchia 26*, 214*, 215*, 218*, 219, 221—224, 230*, 232*, 261, 263
Ctenophora 68, 105
Ctenostomata 173, 175
Cubomedusae 77
Cumacea 290, 302
Cupressocrinidae 119*, 136
Cupressocrinus 118, 119*, 135*
Cuticula 202, 317, 320, 321
Cuvier 2, 11, 12, 13, 23
Cyathaxonidae 93
Cyathocrinidae 120*, 135
Cyathocrinus 120*, 136
Cyatholithes 48
Cyathophyllidae 92*, 93*, 94
Cyathophyllum 92*
Cyclactinia 70*
Cyclolites 86*, 90*, 101
Cyclolobidae 245*, 260*
Cyclosphaeroma 288*
Cyclostomata 172*, 173*, 175, 176
Cymothoidae 288
Cyphosolenus 230*
Cypraea 224*
Cypraeidae 224*
Cypridae 277
Cypridina 276*
Cypridinidae 276*, 277, 297
Cyprina 205
Cyprinidae 205, 207
Cyrenidae 207
Cyrtoceras 237, 255, 256
Cyrtoidea 47
Cyrtometopus 272*
Cystiphyllidae 93*, 94, 101
Cystiphyllum 93*
Cystoblastus 131 [163
Cystocidarida 159, 161, 162,
Cystoflagellata 51
Cystoidea 114, 124*—133*, 136, 138, 164
Cythere 276*
Cytheridae 276*, 277, 300

Dactylocystis 128*
Dactyloporen 68
Dalmanites 272*
Darwin 12
Dauer der Epochen 17
Decapoda 290, 291*—294*, 295, 296, 300, 302
Deckel 25*, 26, 94, 172, 186, 206*, 215, 217*, 219, 221*, 226*, 242, 243, 286
Deckelplatten 279
Deltidium 178, 187
Deltoidea 125, 127
Delthyrium 178
Demospongia 56, 61, 64, 67
Dendroidea 74, 75, 99, 100
Dendropupa 228*
Dentalium 197*
Dermaptera 319
Descendenzlehre 3, 12, 13
Desmen 61
Desmoceratidae 248
desmodont 201
Desmodonta 199*, 207—208*, 212, 213
Diadema 151*
Diadematina 152, 161, 162
Diademoidea 151*, 152, 160, 161, 162, 163
diaktinal 55
Diatomeen 46, 48
Dibranchiata 233, 239, 240, 249*, 254, 255, 260, 263, 264
Diceras 205*, 211
Dichograptidae 75*, 99
Dichograptus 73*
Dicosmos 7*
Dictyastrum 45*
Dictyocha 49*
Dictyochidae 49*
Dictyocomites 252*
Dictyonema 74*
Dictyonina 58
Dictyospongia 60*
Didymograptus 74*
dimorph 43
Dimorphismus 35
Dinoflagellata 51
Diploglossata 319
Diplograptus 75*, 76
Diplopoda 315, 316
Diploporita 128*, 129*, 130*, 131, 132
Diptera 5*, 323, 325, 326, 327
Discina 177, 180, 184*, 190
Discinacea 183, 184*, 185, 191
Discinidae 183, 184*
Discolithes 48
Discomedusae 77, 104
Disjectoporidae 72, 98, 99
Dissepimenta 84, 87, 93
Distichalia 115
Docoglossa 219, 220*, 231
Dolomitisierung 96
Dorsalkapsel 114, 115, 124
Dreiachser 55
Dreissensia 211
Dreistrahler 56*
Dromiacea 294, 297
dysodont 201, 207

Ecardines 182, 185, 190, 191, 192
Echinina 153
Echinocaris 286*
Echinocorys 161*
Echinocrinus 158*
Echinoidea 146, 168
Echinodermata 112, 218-
Echinospatagus 157*
Echinosphaerites 131*
Echinothuriidae 152, 162

Echinozoa 113
Echinus 147*
Ectocyste 171, 172, 192
Edelkoralle 79
Edrioaster 133
Edwardsiaria 84
Edwardsia-Stadium 91*
Einachser 55, 61
Eingeweidesack 214
Einschnürungen 242
Einschwemmung 15
Einstrahler 55
Eintagsfliegen 320
Einzelaugen 309
Einzelkorallen 88, 93, 96
Ektoparasiten 318, 324
Eleidae 175
Eleutherocrinidae 126*
Eleutherocrinus 126*
Ellipsactinia 70*
Embioidea 320
Embryonalblase 235
Embryonalgewinde 214*
Embryonalkammer 237, 239, 240*
Encrinasteria 141, 142*, 146, 164
Encrinidae 115*, 121, 135*, 136, 138
Encrinuridae 285
Encrinus 115*, 135*
Endoceras 237, 255, 256*
Endocochlia 249, 250*, 251*, 252*, 255, 256, 260, 264, 263
Endocyste 172
endogastrisch 236, 250
Endopodit 273
Endothek 94
Endothyra 39*, 40, 43
Endstachel 306
engnabelige Schale 235
Enteropneusta 73, 109
Entomis 277
Entomostraca 274, 285, 300
Entoprocta 171, 192
Entwicklungstheorie 3, 12, 13
Eoplacophora 196*, 197
Eophrynus 311*
Eosphaeroma 288
Eozoikum 16, 17, 18
Ephemeroidea 320*
Epidermis 202, 215
Epithek 72, 82
Epochendauer 16
Erhaltungsbedingungen der Fossilien 4—5
Eryon 296*
Eryonidae 292, 296*, 297, 298
Estheria 275*, 296, 298
Estheriidae 275*, 297
Ethmophyllum 94*
Eucalyptocrinus 123
Eugereon 321*, 325
Eugereonidae 321*
Eugeniacrinidae 121*, 134
Eugeniacrinites 121*
Eunicites 110*
Euomphalidae 216*, 221, 230
Euomphalus 216*
Euphoberia 315*
Eupsammidae 90, 96
Eurypterus 307*
Eustelea 132
Eutaxicladina 62
Eutheca 88
Euthecalia 88
Euthyneura 218, 225*—228*, 263, 264
evolute Spirale 236, 239, 250
exogastrisch 235
Exogyra 210, 213*
Exopodit 273
Externlobus 240
Externsattel 240

Facettenauge 272*, 273, 280, 285, 305, 318
Fährten, fossile 7*, 9
Falciferi 243
Farben, fossil erhaltene 7*
Fasciolen 156, 162
Favosites 82*
Favositidae 82, 91
Fazies 15
Fenestella 174*
Fenestella-Riffe 175
Fenestellidae 172, 174*
Fischschiefer von Hakel u. Sahel Alma 5
Fissurellidae 220
Fistulata 118, 119—120*, 135, 136, 138, 164
Flabellifera 288
Flagellata 31, 47, 51
Fleischnadeln 55, 56, 58*, 61, 63*
Fleischsepten 84
Flexibilia 114*, 122, 135
Fliegen 323
Flöhe 324
Floscelle 155, 162
Florissant 324
Flustriden 174
Foraminifera 14, 24*, 25, 31—40*, 46, 49, 71, 96
Fordilla 212
Formationen 17, 18
Fossilien 1, 10
Fossilisierungsfähigkeit d. Organismen 5, 6, 10
Fossilisierungsprozeß 8, 9
Fossula 92
Fühler 271, 317, 322
Fünfstrahler 60
Fungacea 89, 90, 101
Fungia 96
Fungidae 97, 98, 100
Funiculus 75
Furca 274, 275*, 285
Fusidae 215*, 224, 232*
Fusulina 43
Fusulinidae 32, 35*, 40, 43
Fusus 232*

Gabelstücke 125
Galatheidae 294
Gammaridae 287*
Gampsonyx 271*
Garneelen 291
Gasocaridae 289*
Gasocaris 289*
Gastropoda 196, 214, 261, 263
Gastroporen 68
Gastrovaskularsystem 53
Gaudryina 34*
Gefäßeindrücke 20*, 252*, 253
Gegenseptum 91* [318
Gehfüße 272, 274, 305, 309,
Geißelskorpione 310*
Gelenke 20*, 22, 23*
Genitalplatten 148
Genitaltaschen 77
Genusbegründung auf fossile Reste 16
Geologie 1, 14
Gephyrea 109, 111
Geradflügler 319*
Geryon 293*
Geryonidae 293*
Geschlechtspolypen 73, 75
Geschlechtsunterschiede 196, 238, 241, 242, 276, 282, 290, 317

Gesichtsleiste 280
Gesichtsnaht 280*, 283, 307
Gespenstheuschrecken 319
Gesteinsbildung durch Fossilien 14, 15*
Giftstachel 309
Gigantostraca 305, 307*, 308, 314
Glabella 279, 280*, 282, 283
Gladius 249
Glaukonit 42
Gleitfläche 281
Gliederfüßler 271
Glocke 227*
Globigerina 38, 39*, 41, 42, 43
Globigerinenschlick 46, 48
Globigerinidae 38, 39*, 41
Glyphaea 298*
Glyphaeidae 293, 298*, 300
Glyptosphaerites 129*, 130
Gnathostomata 148*, 153, 154*, 160*, 162
Gomphocystites 130
Gonangium 74, 75, 76
Goniatites 240*, 241, 243, 245*, 250, 255, 257, 286
Goniatitida 244, 245*, 256, 259*
Goniatitidae 240*, 245*
Gonioclymenia 244*
Goniograptus 74*
Gonothek 73
Gorgonacea 79, 96
Gothograptus 76*
Gottesanbeterinnen 319
Grabbeine 317
Grabfuß 307*
Grammysia 7*
Graphularia 79*
Graptolithi 73, 95, 96, 98, 99, 104, 171
Graptoloidea 75, 76, 100
Gromiidae 37
Großplatten 148, 151*, 162
Gryphaea 210
Gymnolaemata 171, 172, 175, 192
Gyroceras 236

Hadrocheilus 232*
Haeckel 13
Haftband 233, 241
Haftmuskel 233, 241
Haftscheibe 73*, 227*
Hakel 5
Halysites 83*
Halysitidae 82, 83*, 99
Hamites 247
Haplocrinidae 118*
Haplocrinus 118*
Haplophragmium 32*, 37
Harpedidae 272*. 284*
Harpes 272*, 280, 284*
Harpoceras 252
Harpoceratidae 242, 247, 254, 260*
Hartteile 11, 19
Harz, fossiles 9
Hauptseptum 91*
Hautflügler 323
Hautskelett 23, 24, 26, 27, 56
Häutung 271, 275, 282, 295
Helicida 228*, 230
Heliodiscus 45*
Heliolites 81*
Heliolitidae 81*, 82, 98, 99
Heliopora 78, 80, 81, 82, 96
Helioporacea 79, 80*, 81*, 96, 104
Helioporidae 97
Heliozoa 31, 44, 51
Helix 228*
Helminthochiton 196*
Hemiaspidae 307
Hemiaster 157*
Hemimetabole 325
Hemimetabolie 317
Hemiptera 321, 326
Hercynella 227
Herodot 1
Herzmuscheln 207
Heterastridiidae 71*, 97, 99
Heterastridium 71*
Heteroceras 258*
Heterocoela 56*, 57*, 67
heterodont 202
Heterodonta 204, 213
Heteromyaria 209, 212
Heteropoda 214, 218, 219, 224*, 229, 230, 232, 261, 263
Heteropora 172*, 173
Heterostylie 215, 214*
Heterotrypa 83*
Hexacorallia 81, 84, 92, 93, 95, 96, 98, 100, 101
Hexactinellidae 22, 58, 64, 65, 67
Hexactiniaria 84, 91, 105
Hexapoda 316
Hexaster 58*, 60
Hexasterophora 59*, 60
Hildoceras 242
Hilfsloben 245*
Hilfssättel 245*
Hippurites 25*
Hirudinea 109
Holascus 58*
Holasteroidae 156, 161
Holectypoidae 153, 155/56, 160*, 161, 162
holochroale Augen 280
Holometabole 325—26
Holometabolie 317
Holopus 121
holostom 217
Holothurien 22, 163, 164
Holothurioidea 163, 168
Holzläuse 320
Holzwespen 323
Homocoela 57, 65
Homoioptera 317*
Homoiopteridae 317*
Homoptera 321, 326
Homomyaria 200*, 201, 203, 204, 209, 212, 261, 262
Hoplites 248*
Hornschwämme 61, 63, 64
Hornstein 46
Hyalonema 58*
Hydractinia 70*
Hydractinidae 69, 71, 96, 97
Hydrobiidae 223
Hydrocorallinae 68, 69*, 71, 96, 104
Hydroidea 104
Hydrophorida 124, 128, 135, 136, 138, 164
Hydrorhizen 69
Hydrospiren 127, 128
Hydrozoa 22, 68, 96, 101
Hymenocaris 286*
Hymenoptera 323*, 326, 327
Hyolithidae 226*, 264
Hyolithes 226*, 230
Hypoclypeus 155*
Hypoparia 283
Hypostom 281*, 283

Ichthyocrinidae 114*
Illaenus 284
Imagines 316, 318
Imperforata 32, 36, 37, 44
Inexpleta 94
Infrabasalia 115*, 117
Infusoria 49, 51

Innenlippe 216, 217
Inoceramus 211*
Insecta 5*, 273, 316
Insertionsplatten 196
integripalliat 200*
Integripalliata 204, 208, 209, 213
Intercostalia 122
Interdistichalia 122
Interlaminarräume 69
Internlobus 240
Internodien 79
Interradialia 137
Interradien 112
Intrasiphonata 244*
involute Schale 34, 216, 235, Iridina 207 [259
Irregulares 127
Irregularia 150, 153, 160, 161, 162, 163, 168
Isis 79
Isocardiidae 205
Isodontie 210
Isomorphie 34, 37
Isopoda 287, 295, 296, 297, 296, 302
Isoptera 320
iterative Formenbildung 213/14, 258

Jaspis 46

Käfer 322*
Käferschnecken 196*, 197
Kalkschwämme 56*, 64, 94
Kalkstachel 196, 250
Kammuscheln 210
Kanäle 21, 53, 69, 72
Kanalsystem 33*, 39, 115
Känozoikum 16
Kardinalzähne 200*, 202
Kataklysmentheorie 13
Kauorgane 282
Kegelspirale 216
Kelchdecke 114, 116, 137
Kerbzähnchen 201*, 210
Kieferfühler, 309, 310
Kieferfüße 290
Kieferschnäbel 232*, 249
Kiefertaster 309, 310
Kiemen 195, 233, 273
Kiemenbläschen 140
Kiemenfüßler 274
Kieselschiefer 46
Klebsia 317*
Kloakensipho 199*
Knorr u. Walch 2
Knospenbildung 54
Knospung 54, 88, 172
Köcherfliegen 323
Konchin 19, 22, 202, 215
Koninckinidae 188, 191
Konvergenzformen 11*
Kopal 324
Kopffüßler 232
Kopfkappe 233
Kopfschild 279, 280*
Koprolithen 6
Korallen 14, 15, 84
Korrelationsgesetz 23
Krabben 294, 296, 300
Krebsscheeren fossile 16
kryptodont 201, 208
Kunthsches Gesetz 92, 100
kurvilineare Struktur 72
Küstenfazies 15

Labrum 281
Lagena 38*, 43
Lagenidae 34*, 38*, 41, 42, 43
Lamarck 2, 12
Lamellibranchiata 196, 198*, 258, 261, 262
Laminae 69
Landablagerungen 17
Längsskulptur 242
Larven 285, 295*, 317, 318, 324
Larvenstadium 306*
Larviformia 118*, 119*, 134, 135, 137, 138, 139, 164
Lateralia 278*
Laterallobus 240
Lateralsattel 240
latisellat 239, 240*
Legebohrer 323
Leitfossilien 15, 16*, 212, 298
Leontinidae 323
Leperditia 277*, 299
Lepidocentridae 158
Lepidocentrus 158*
Lepidocidaridae 158, 161
Lepidocidaroidea 158*, 162, 163
Lepidocoleus 278*
Lepidoptera 323*, 326, 327
Leptaena 185*
Leptostraca 26, 285, 300, 302
Leucandra 57
Leucones 57
Leucontypus 53, 56
Libellen 320*
Lichadidae 284, 299
Ligament 202
Ligamentgrube 201*, 209
Ligamentnymphe 200*
Ligamentrinne 205*, 206*
Limacodites 323*
Limnaeidae 110, 210, 228*
Limulus 7*, 16*, 305, 306*, 308
Lindstromaster 142*
Lineati 243
Linguatulida 311, 314
Lingula 180*, 181*, 183*, 190, 297
Lingulacea 177, 180*, 181*, 183*, 191
Lingulidae 183*
Linsen 280
Linuparus 298
Liphistiidae 310
Lithistida 54*, 55*, 61, 62*, 64, 65
Lithodomus 211
Lithothamnien 96
Littorinidae 221, 231
Lituites 237, 255*
Lituolidae 32*, 37*, 43
Loben 235*, 240, 257
Lobenlinie 235*, 257*
Lobenpaare 280
Lobites 260*
Lobocarcinus 296
Lobocrinus 123*
Lobus palpepralis 280
Locustoidea 325
Lonsdalia 92*
Loricata 293, 298
Loriolaster 142*
Loxonema 222*
Loxonematidae 222*
Lucinidae 204
Luftkammern 233, 235, 237, 238, 249
Lunge 214
Lunula 200
Lunulae 154
Lutraria 201*
Lychnisken 59*, 60
Lycopodiaceen 228
Lysophiurae 145*, 146, 164
Lyssacina 58
Lytoceras 240*, 247*, 255, 261

Lytoceratidae 240*, 247*, 254, 258*
Lyttoniidae 186

Macrocephalites 240*, 248
Macrochilinen 222
Macrura 292, 297, 298
Mactridae 201*, 207
Maculae 281*
Madrepora 96
Madreporaria 84, 85*, 86*
Madreporenplatte 112, 148
Madreporidae 90
Maeandrinen 96
Magellanea 176*, 177*, 179, 181*, 190
Magenzähne 286*
Malacostraca 274, 285, 296, 298, 299, 302
Mammuth 6
Mantel 176, 195, 214, 232, 276
Mantellinie 200*
Mantelschlitz 216, 231
Mantoidea 319, 325
Marginalia 140*, 141, 143
Marsupites 122, 135, 136
Mastodonsaurus 8*
Mauer 87, 93
Mauerring 279
Medialis 317, 320, 321
Medianseptum 20*, 178, 186*
Medlicottiidae 245*
Medusen 76
Medusites 77*
Megalodontidae 205*, 211,
Megalodus 205* [214
Megalosphaere 35, 36*, 15
megalosphärisch 15*
Megamorina 62,* 63
Meganeura 326
Meganeuridae 326
Megasecoptera 323
Megasklere 55, 61
Megathyrinae 189
Melaniidae 223, 230
Meliceritites 175*
Melonites 159* [163
Melonitoidea 158, 159*, 162,
Membranipora 174
Merostomata 273, 299, 305 309, 311, 314
Mesenterien 78, 85*, 91*
Mesoplacophora 197
Mesoporen 172
Mesozoikum 16
Metacrinus 113*
Metamorphose 290
Metastoma 306, 307*
Metazoa 53
Miesmuscheln 211*
Mikrosklere 55, 61
mikrosphärisch 15*, 35, 36*
Milben 311
Miller 2
Miliola 34
Miliolidae 33*, 35*, 36*, 37, 42, 43
Miliolinae 37, 41, 44
Millepora 22, 96
Milleporidae 69, 81, 97
Milleporidium 69*
Millericrinus 109*
Milne Edwards 86
—, Gesetz von 86
Modiolopsidae 211
Mollusca 195, 261
Molluscoidea 171, 192
Moltkia 79*
Molukkenkrebs 273, 305
monaktinal 55
monaxoner Typus 61
Monaxonia 55, 61, 63*, 64, 65, 67
Monograptus 73*
Monomyaria 201*, 209, 213
Monothalamia 33
Monte Bolca 5
Monticulipora 24* 83*
Monticuliporidae 83*, 173
Montlivaltia 89*
Moostierchen 171
Mücken 323 [322
Mundgliedmaßen 317, 318,
Mundrand 217, 228, 235, 241
Murchisonia 220
Murchisoniidae 220, 230,
Murex 231* [231
Muricidae 224, 231*
Muschelkrebse 25, 26, 275
Muscheln 25*, 196, 198
Muschelschalen 25, 198
Muskeleindruck 177, 200*, 201*, 204, 220*
Muskelfleck 277*
Muskeln 179|80, 200, 201
Muskelsubstanz, fossile 6, 7*
Mussa 86*
Myodocopa 276*, 277
Myriapoda 273, 315*
Myriopora 69
Myriotrochus 163*
Mysidacea 290*
Mytilidae 211*
Myxospongia 61, 67
Myzostomaria 109*
Myzostomide 109*

Nabel 216, 228*, 234, 236
Nabelritze 222*
Nabelschwiele 222*
Nackenfurche 289
Nackenring 279, 280*
Nachtschnecken 215
Nadeln der Spongien 46, 55, 56*, 58*, 61*, 63*
Nährpolypen 73
Naht 178, 215*, 216, 280
Najadacea 207
Najadites 211
Napfschnecken 219, 220*
Narbe 234, 239
Nasselaria 45, 46, 47
Natantia 291*
Natica 222*
Naticidae 218, 222*, 230
Naticopsis 221*
Nauplius-Larve 274
Nautilidae 235*, 236*, 237*, 241, 254, 255, 260
Nautiloidea 233, 235*, 236* 237*, 238*, 239, 240, 241, 242, 243, 254, 255, 256, 257, 260, 263, 264
Nautilus 233*, 234*, 235*, 238, 239, 241, 242, 249, 250, 253, 255, 256
Nebaliidae 285, 286
Necrotauliidae 322*
Necrotaulius 322*
Nectotelsonidae 271*
Nema 74, 75, 76
Nemathelminthes 109
Nephropsidea 293, 297, 300
Nephthya 79*
Nereideiformia 110*
Nerinea 222*
Nerineidae 222*, 223, 230
Neritidae 221, 222, 230
Neritopsidae 221*
Neuroptera 322*, 325, 327
Neuropterida 322*, 325, 326
Nodien 79
Nodosaria 24*, 34*, 38
Nowakia 225, 226*
Nubecularia 37
Nucleus 214*, 215, 217
Nucula 200, 212

Nuculacea 199*, 204
Nuculidae 208, 212
Nummulitenkalk 15*
Nummulites 15*, 31, 33*, 36, 39*, 40, 41, 42, 43
Nummulitidae 39*, 40

Oberkiefer 110*, 232*
Oberlippe 281
Obolus 183*
Ocellarplatten 148
Octocorallia 22, 23, 78, 84
Octopoda 249, 253*, 261,
Oculinidae 89 [263, 264
Odonata 320, 325
Oecoptychius 248
Oecotraustes 260*
Oeningen 5
Ohrwürmer 319
Olenellidae 284*
Olenellus 284*
Olenidae 282*
Oligochaeta 109
Oligotricha 49, 51
Olynthus 53, 56
Oniscoidea 287
Ontogenie der Trilobiten 11, 12*, 297
Onychaster 144*
Operculata 278*, 297
Operculina 32, 40, 42
Operculum, 215, 217*, 221*
Ophiocten 145*
Ophiothrix 143
Ophiraphidites 61*
Ophiuroidea 139, 140, 143*, 144*, 145*, 146, 164
Opilionida 310*, 311, 314
Opisthobranchia 214, 218, 223, 225*, 229, 230, 231, 263, 264
opisthogyr 200, 207*
Opisthoparia 284
Oppelia 241*, 243
Oppeliidae 241*, 248
Oralia 116, 117, 137
Orbita 294
Orbitoides 40*, 41, 42, 43
Orbitolina 32, 37*, 42, 43
Orbitolites 38, 42
Orbitopsella 34, 35*, 38
Orbulina 39*
Oriostoma 247*
Oroanalachse 199
Orophocrinus 125*
Orthis 20*, 177*, 185
Orthoceras 237*, 239, 254, 255, 256, 257, 260
Orthoceratidae 236*, 237*, 238*, 256*
Orthoptera 319*, 327
Orthorrapha 325
Osculosa 45
Osculum 53, 54
Ostium 53, 172
Ostracoda 274, 275 296, 297, 298, 299, 300
Ostracum 215
Ostrea 201*, 213*
Ostreidae 198, 201*, 210, 211, 213*
Ovicellen 172
Oxyclymenia 244*

Pachydiscus, 248, 254, 258
Pachyodonta 205, 213
Palaeocypris 276*, 277
Palaeodictyoptera 317*, 321, 325, 327
Palaeogammarus 287*
Palaeoneilo 199*
Palaeontinidae 323*
Palaeopalaemon 292
Palaeophiurae 145*
Palaeophonus 309*
Palaeophytologie 1
Palaeorbis 227 [168
Palaeoregularia 150, 156,
Palaeothoracica 278*, 279
Palaeozoikum 16
Palaeozoologie 1
Palirregularia 150, 159, 168
Paltodus 110*
Paludina 232
Paludinidae 26*, 223, 230
Panopaea 199*
Panorpatae 323
Pantopoda 311, 314
Panzerontogenie 282*, 283
Parablastoidea 127
Paractinopoda 163*, 164, 168
Paradoxidae 284
Paragaster 53
Paraphyllites 77*
Parasiten 109, 274, 287, 324
Parasitismus bei Fossilen
Parasmilia 87* [12*
Parkeria 71
Parkinson 2
Patella 11*, 218, 219
Patellidae 219, 220*, 228
Pauropoda 315, 316
Pectinidae 210, 211, 213*,
Pedalfelder 77 [213
Pedicillariae 140
Pedipalpi 310*, 314
Pedunculata 278*, 279, 296, 297, 298
Pelecypoda 199
Pelmatozoa 113, 114, 132, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 164
Penaeidae 292
Peneroplis 32, 37, 38*
Pennatulacea 78, 79*, 96
Pentacrinidae 113*, 121*, 135, 137
Pentacrinus 121*, 134
Pentacrinus-Stadium 117
Pentameracea 186*, 187*, 190, 191
Pentamerie 137
Pentamerus 186*
Pentataenia 228*
Pentremites 125*, 126*
Pentremitidae 125*, 126*, 127*
Perforata 32, 33, 36, 38, 41, 44, 89, 90, 91, 100
Periderm 68, 72, 73
Periostracum 202
Periprokt 129, 147
Peripylea 45
Perisphinctes 248*
Peristom 147 [215, 234
Perlmutterschicht 202, 203,
Perlmutterseptum, 233, 235
Perloidea 320
Perlschnursipho 236*
Pernidae 210, 211*
Peronidella 57*
Petalodien 149, 154*, 156,
Pfählchen 86, 89 [162
Phacopidae 272*, 280, 283*, 285*, 297
Phacops 283*, 285*
Phaeodaria 44, 45, 49
Phanerozonia 140*, 141*, 142*, 146, 164
Pharetrones 56*, 57*, 63,
Phasmoidea 319 [64, 65
Philhedra 27*
Phillipsastraea 93*
Phillipsia 280*
Pholadomya 208*, 211
Phoronidea 171, 192
Phosphatknollen 46, 49
Phragmoceras 236*, 238*

Phragmokon 249, 250*, 252
Phryganidenlarven 324
Phryganoidea 323
Phylactolaemata 171, 192
Phyllacanthus 150*
Phyllastraea 87
Phyllocarida 286 [258
Phylloceras 239*, 247*, 255,
Phylloceratidae 239*, 246, 247*, 258, 259
Phyllograptus 74*, 76
Phyllopoda 275*, 286
Phyloblatta 320*
Phylogenie 1, 13
Physocardia 205
Pinacoceras 240, 257*
Pinacoceratidae 246, 255,
Pinacophyllum 90 [257*
Pinnidae 210
Pinnulae 114, 116, 119, 120, 121*, 122, 123, 129, 134, 138
Pisocrinus 118*
Placocystites 132*
plagiodont 201*
Plagioptychus 206
Planorbis 227, 228*
planospiral 33
Platyceras 218*
Platycrinidae 123*
Platycrinus 123*, 218*
Plectroninia 56*
Pleopoden 290
Plesiodiadema 152*
Pleurocystites 131
Pleurodictyum 12*, 82
Pleurojulus 315
Pleuronautilus 236*
Pleura 272, 279, 280*, 281
Pleurotergite 279 [230
Pleurotomaria 217, 220*,
Pleurotomariidae 220*, 221, 224, 230, 231
Pleurotomidae 224
Plicatocrinidae 118, 119, 134
Podocopa 276*, 277
Podocrates 298
Pollicipes 298
polyaxoner Typus 60, 61
Polyaxonia 55
Polychaeta 109*, 110*
Polycoelia 99
Polygonosphaerites 95*
Polyplacophora 196*, 261, 262
Polypenröhren 80, 81
Polythalamia 33
Polytremacis 80*
Polyzoa 171
Porambonites 187
Porambonitidae 190
Porcellanea 32, 37
Poren 32, 68, 72, 82, 128, 149,
Porenkanäle 276* [181*
Porenrauten 128*
Porifera 53
Porites 96
Poritidae 90*
Porosa 98
Porulosa 45
Porzellanschicht 203, 215,
Posidonomya 275 [234*
Postabdomen 306
Poteriocrinidae 120*
Poteriocrinus 120*
Präparation der Fossilien 9
Primärstreifen 85
Prionodus 110*
Prismen 32, 181*, 202, 215*
Prismenschicht 21, 22*, 202, 209, 215*
Proammonitida 244, 245, 255, 257, 260*
Proboscis 116, 123*
Procalosoma 322*
Prodissoconch 202*
Productidae 182, 186
Productus 177, 190
Proëtidae 280*, 284, 298
Proëtus 298
Prohemerobiidae 322*
Prohemerobius 322*
Proostracum 249, 250*, 252
Proparia 284
Prosobranchia 110, 214, 215, 218, 219, 228, 261, 263
prosogyr 200
Prosopon 294*
Prosoponidae 294*, 297, 300
Prosoponiscus 287
Protaspis 299, 300
Protaspis-Larve 281, 283
Protegulum 177
Protelyphonus 310*
Protephemeroidea 320*
Protoblattoidea 320
Protocardia 25*
Protocaris 275*
Protodonata 326*
Protohemiptera 321*
Protolycosa 310*
Protopodit 273
Protorthoptera 319*
Protospongia 60*
Protozoa 31, 49
Protracheata 273, 315
Proximale 121
Pseuderichthus 295*
Pseudocrania 184*
Pseudodeltidium 178, 184, 185*, 187, 191
Pseudodiadema 152*, 163
Pseudomelaniidae 223, 230
Pseudomorphose 8
Pseudoscorpionidae 311, 314
Pseudosepten 80*, 81
Pseudosirex 323*
Pseudosiricidae 323*
Pseudosynaptikel 86*
Pseudotheca 87*, 88, 93
Pseudothecalia 88
Psiloceras 247, 258*
Psocidae 320
Psolus 163
Pterinea 201*
Pterobranchia 73, 171
Pteropoda 24, 218, 225*, 226
Pterygogenea 318, 325, 327
Pterygotus 308
Ptychitidae 246
Ptygmatis 222*
Pulchelliidae 248, 254, 259*
Pulmonata 110, 214, 218, 219, 225, 227, 229, 230, 264, 263
Punktaugen 272*, 273, 305,
Pupa 228* [315, 318
Puppenstadium 317
Purpurinidae 223*
Purpuroidea 223*
Pygaster 148*, 155
Pygidium 279, 280*
Pygmaeocidaris 152
Pygocephalus 290*
Pygope 188*
Pygurus 155* [223, 231
Pyramidellidae 214*, 222*,

Quallen 76
Querböden 81, 82, 83*, 226
Quermuskel 276, 285
Quersepten 226
Querwülste 217

Radialia 115, 117, 118, 125
Radianale 115
Radien 112
Radiolaria 31, 44, 49, 51, 64

Radiolarienschlick 46
Radiolarit 46
Radiolites 206*
Radius 317, 320, 321
Radula 195, 214, 218, 219,
Randplatte 101 [221
Rankenfüßler 278*
Raubbeine 317
Receptaculida 95*, 98, 105
Receptaculites 95*
Regio branchialis 294
„ cardiaca 294
„ gastrica 294
„ hepatica 294
Regularia 112, 147*, 150*, 160, 161, 162, 168
Regulares 127
Reineckia 27*
rektilineare Struktur 72*
Reptantia 291, 292*, 293*, 294*, 296*, 298*
Requienia 205, 206
Resorption 21, 224
Retiolites 76*
Retiolitidae 76*
Rhabdoceras 246
Rhabdocidaris 150*
Rhabdolithes 48
Rhabdopleura 73
Rhabdosome 73, 74, 75*, 76
Rhachis 279
Rhacophyllites 247*
Rhipidoglossa 216*, 217*, 220*, 221*
Rhizomorina 54*, 63
Rhizophyllum 25*
Rhizopoda 31, 47, 49
Rhombifera 128*, 129, 130, 131*, 132
Rhyncholites 234, 236
Rhynchonella 179*, 181*, 187, 190 [187, 191
Rhynchonellacea 179*, 181*,
Rhynchonellidae 189
Rhynchota 321, 325, 327
Rhynchoteuthis 249
Richthofenia 186*
Richthofeniidae 186*
Riesenkrebse 307*, 308
Riffe 96, 175
Riffkorallen 15, 97
Rindenskelett 23, 56, 61, 84
Röhrenwürmer 226
Rostralplatte 285, 286*
Rostrum 80, 250*, 251, 252*, 253, 278*
Rotalia 34, 42
Rotaliidae 31, 39*, 41, 42, 43
Rückenpanzer 279, 280*, 281
Rückenschild 249, 251*
Rudistae 25*, 199, 200, 203, 205, 206*, 211, 212, 213,
Rugae 93 [230
Rugosa 25*, 84, 91*, 93, 94, 98, 100, 101
Ruhestadium 317

Sabelliformia 109*, 110*
Saccamina 33*, 37, 43
Saccocoma 119*, 135, 136
Saccocomidae 119*
Sageceras 245*
Sägeplatten 110*
Sahel Alma 5
Salenia 163
Saleniidae 161
Saleniina 151, 160
Saltatoria 319, 325, 326
Sao 12*, 282*
Sarkorhizen 70*
Sättel 240
Saugnäpfe 249
Säulchen 86, 89
Scaphites 258*
Scaphopoden 24, 110, 196, 197*, 198, 261, 262
Scaptorhynchus 249
Schaben 319
Schalenabdruck 7*
Schalenformen 7*, 24, 25
Schalenreduktion 232
Schalenschlitz 220*, 231
Scheide 252
Scheitelschild 148
Scheidewand 235
Scheren 273, 291
Scherentaster 309
Scheuchzer 2
Schizaster 157*
schizochroales Auge 280
Schizopoda 290*, 292, 297, 299, 302
Schizoporella 172*
Schließmuskeln 179, 200*, 201*, 203, 276*
Schlitz 216, 220*, 221*, 224*
Schlitzband 216, 220*, 221*
Schloenbachia 248, 254
Schloß 26, 178, 201, 76*
Schloßplatte 201, 205*
Schloßrand 178, 201
Schloßzahn 276*
Schlotheim 2
Schmarotzer 218*
Schmetterlinge 323*
Schmidtia 183*
Schnabelkerfe 321
Schnecken 196, 214
Schneckenschale 7*, 25, 26*
Schneckenspirale 216
Schreibkreide 42, 49
Schulp 249, 250*, 251*
Schwagerina 35*
Schwämme 22, 53
Schwanzflosse 288 [283
Schwanzschild 279, 281, 282,
Schwanzstacheln 286*
Schwertschwänze 306
Schwimmblase 75*, 76
Schwimmfüße 272, 274
Scolecida 109
Scorpionida 305, 308, 309*,
Sculda 294* [314
Sculdidae 294*
Scuta 278*
Scutella 154*
Scyphomedusae 77
Scyphozoa 68, 76, 77*, 96, 98, 104
Sechsstrahler 58
Sector Radii 317
Seeigel 146
Seewalzen 163
Seitenfurchen 280
Seitenlobus (siehe Lateral-lobus!) 240
Seitensattel (siehe Lateral-sattel!) 240
Seitensepten 92
Seitenzähne 200*, 202
Segmente 271, 279, 285
Sekundärsepten 91
Sepia 250, 251
Sepiidae 250, 251
Sepioidea 251*
Septum 25, 33*, 82, 85*, 101, 178, 216, 233, 235, 250*, 251*
Serpula 96, 109*, 110, 222
Sicula 73, 74*, 75, 76
Sigillaria 228
Silicispongia 56, 58, 65, 67
sinupalliat 200*, 201*
Sinupalliata 207, 208, 213
Sinus 178
Sipho 199*, 209, 215*, 217, 231, 234, 240, 249, 250*, 251*, 256*

Siphonaldüte 233*, 235, 237, 244*, 250, 253, 256*, 257
Siphonalhülle 233*
Siphonalröhre 215*
Siphonaria 11*, 219
Siphonariidae 228
Siphonata 221
Siphonea 95
Siphonia 55*
Siphonophora 76
siphonostom 217
Skelett 19
Skleriten 78, 82
Skorpione 273
Skulpturentwicklung 246*
Skulpturensteinkern 7*, 9
Smith, William 2, 15
Solenidae 207 [262
Solenogastres 196, 197, 261,
Solenomya 208, 212, 213
Solifugae 311, 314
Solnhofen 3, 5
Spaltfüße 273, 281, 289, 290
Spaltfüßler 290
Spaniodera 319*
Spanioderidae 319*
Spatangoidae 156, 160, 161
Spezialporen 172
Sphaeractinidae 70*, 97, 99
Sphaerechinus 20*
Sphaerites 141
Sphaeroidea 47
Sphaeromidae 288*
Sphaeronites 131
Sphaerospongia 95* [94
Sphinctozoa 57*, 63, 64, 65,
Spiculae 20, 78, 79*, 80, 84, 104
Spindel 215*, 216, 279, 280*
Spindelfalten 215*, 217
Spiracula 126, 127
Spirifer 178, 179*
Spiriferacea 179*, 187*, 188*,
Spiriferidae 188 [190, 191*
Spirigera 191*
Spirillina 34, 39, 43
spirogyr 200, 205*
Spirorbis 110* [260
Spirula 249, 250, 252, 253,
Spirulirostra 251*, 260
Spondylidae 210*, 213
Spondylus 210*
Spongia 53, 55, 58
Spongilla 63*
Sponginfasern 61, 63
Spongiomorphidae 91, 99
Spongiostromidae 72
Sporozoa 49, 51
Springfüße 287
Sprungbeine 317
Spumellaria 45*, 46, 47
Stacheia 34
Stachelhäuter 112
Stacheln 20*, 147, 323
Stammesgeschichte 13
Stammreihen 44
Stauromedusae 77, 104
Steinkanal 112, 129, 139
Steinkern 7*, 9, 12*, 235
Steinkorallen 22, 25, 81, 84,
Stemmata 280 [99, 100
Stenarthron 311
Stenopidae 291*
Stephanoceratidae 27*, 240, 248*, 254, 257*
Stereocidaris 147*
Sternata 156, 161, 162
Sternit 272
Stiel 54, 113, 177, 278, 279
Stigma 315
Stillwasser 15
Stirnrand 178
Stockkorallen 97, 100
Stomatopoda 285, 294*, 296, 299, 302
Stomatopora 173*, 175, 176
Strabo 1
Stratigraphie 1, 15
Strepsiptera 322
Streptelasma 91*
streptoneur 214 [261, 263
Streptoneura 214, 218, 219,
Streptophiurae 144*, 164
Stringocephalidae 190
Stringocephalus 189*
Stromatopora 22, 71*
Stromatoporidea 71*, 72, 96, 98, 99, 104
Strombidae 214, 215*, 224
Strongylocentrotus 151*
Strophomenacea 177*, 184, 185*, 186*, 190, 191, 192
Strophomenidae 185
Stützborsten 110*
Stütznadeln 60, 61
Stützskelett 56*, 59*, 60
Stylina 89*
Stylinidae 89*, 98
Stylommatophora 228*
Stylonurus 307
Stylophoridae 89
Stylophyllidae 90
Stylosmilia 89*
Subcosta 317, 320, 321
Sulcus branchialis 294
„ cervicalis 294
„ occipitalis 279
Süßwasserablagerungen 17
Sutur 239, 240, 257*
Sycones 57
Sycontypus 53, 56
Symbiose 12*, 82,
Symphita 323*
Symphyla 315, 316
Synapta 163*
Synaptidae 164
Synapticulae 86, 87
Syncarida 271*, 285, 288, 290, 297, 298, 299, 302
Syracosphaera 48*
Syringopora 82*
Syringoporidae 82*
Syzygie 116

Tabulae 68, 80, 82*, 84
Tabulata 12*, 24, 25, 72, 81, 91, 96, 97, 98, 99, 104, 173
Tanaidae 287
Tardigrada 311, 314
Tausendfüßler 315
Taxocrinus 114*
taxodont 201
Taxodonta 199*, 204*, 212,
Tectibranchia 225* [213
Tegmentum 197
Teichmuschel 198, 207
Teleoplacophora 197
Tellinidae 207
Telson 288, 289
Telyphonus 310
Tentaculites 225, 226*, 230,
Tentakeln 232, 233* [264
Terebratula 110*, 188*
Terebratulacea 176*, 177*, 181*, 188*, 189*, 191
Terebratulidae 188*, 189
Terga 278*
Tergit 272, 281
Termiten 320
Testicardines 182, 184, 192
Tethyopsis 61*
Tethysozean 42, 97, 135, 296
Tetrabranchiata 233, 249, 253, 255, 256, 263, 264
Tetracidaris 150, 163
Tetracladina 55*, 63
Tetracorallia 84, 90, 91, 187
Tetractinellida 61*, 62, 64, 65

tetraxoner Typus 61 [67
Tetraxonia 55, 61*, 62*, 64,
Textularia 34*, 38, 42
„Textularia"-Stadium 44
Textularidae 38*, 41, 42, 43
Thalassinidae 293*
Thamnastraea 90*
Thamnastraeidae 86*, 90*, 98, 100, 101
Thaumastocheles 297
Theca 74, 75, 87, 113, 124
Thecidea 181
Thecideidae 158
Thecoidea 124, 130, 133*, 135, 136, 137, 138, 145,
Thecosmilia 88* [164
Thoracica 278, 279
Thoracostraca 289, 292, 294,
Thorax 271, 285 [299, 302
Thysanoptera 321
Thysanura 318*
Tiarechinidae 152*, 163
Tiarechinus 152*
Tintenbeutel 249, 250*, 251
Tintinnidae 49
Tissotia 259*
Toxaster 157*
Trabeculae 85
Tracheata 273
Tracheen 273, 309, 315, 316
Tracheenlungen 273
Trachyceras 246*
Trachyceraten 246, 255
Trachymedusae 104
Traversa 84
Trepostomata 83, 173
Triacrinidae 118*
triaktinal 56
Triän 61*
Triarthrus 282*
Triaxonia 55, 56, 58*, 60*, 61, 63, 64, 65, 67
Trichoptera 322*, 323, 325
Trichter 232, 233*, 249, 250*
Tridacna 199
Trigonia 207*, 211
Trigoniidae 206, 213
Trilobita 11, 12*, 273, 274, 279, 288, 295, 296, 297, 298*, 299, 300, 305, 306, 307, 308
Trilobitenlarve 282*, 283
Trilobitenpanzer 11, 12*
Triloculina 35*
Trimerella 183*
Trimerellidae 183*
Trinucleidae 284, 298*
Trinucleus 284, 297, 298*
Tripelgestein 46
Triploseba 320*
Triplosebidae 320*
Trivium 156
Trochidae 221, 230, 231
Trochoceras 237
Trochonematidae 221, 230
Trophon 215*
Tropites 240*
Tropitidae 240*
Tryblidium 220*
Tubipora 81, 82, 96
Tubiporacea 80, 96
Tubulariae 68, 69, 70*, 99, 104
Tulotoma 26*, 232
Tunicata 171
Turbinidae 217*, 221, 230
Turbinolidae 87*, 89, 96
Turbonilla 214*
Turritella 222*
Turritellidae 222*, 223
Typilobus 296

Uintacrinidae 122*
Uintacrinus 122*, 135, 136
Unio 198
Unionidae 207
Unterkiefer 232
Urda 288*
Urdaidae 288*
Urolichas 299
Uronectes 271*
Uropoden 288, 289

Variabilität 38*, 43, 190, 228
Veligerlarve 214
Velum 77
Venus 200*
Verbindungsplatten 174
Verbindungsporen 174
Verbreitung, geographische der Nummuliten 40, 41*, 42
Vermes 109*
Vermetidae 26*, 110, 216, 222
Vermetus 26*, 218
Verrucidae 279
Verruculina 57*
Versteinerungsprozeß 6—8
Verzierungen 26, 28
Vibracula 172
Vierachser 61
Vierstrahler 56*, 60
Virgula 73, 75, 76*
Vitrocalcarea 32, 38
Vivipara 26*
Vola 211, 213*, 214, 232
Volborthella 237, 254, 256
Voluta 215*
Volutidae 215*, 224

Waagenoceras 245*
Wachstumsstadien 27
Wangen 280*
Wangenstacheln 281
Wanzen 321
Warzen 147
Wassergefäßsystem 112
Wasserläufer 319
Weberspinnen 310*
Wehrpolypen 73, 75
Wespen 323
Wohnkammer 233, 241, 250
Würmer 109
Wurzelschopf 54, 58, 59, 60, 62

Xenophya 47
Xenophyophora 47, 51
Xiphosura 305, 306*, 308, 314
Xylophyma 208

Zahnalveolen 201, 206*
Zähne 26, 27, 149, 178, 201
Zahngrube 178, 201, 276
Zahnstruktur 8*
Zaphrentidae 91*, 94, 101
Zaphrentis 91*
Zeittabelle 17, 18
Zentralplatte 144
Zentrodorsalplatte 117, 121
Zittel 3
Zoantharia 78, 84, 104
Zoanthiniaria 84, 105
Zoarien 171
Zooecium 172
Zooide 68, 71*, 72
Zweistrahler 55
Zwischenskelett 33, 39, 40
Zygophiurae 143, 144, 145*,
Zyklen 115 [164

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Geographische Abhandlungen,

herausgegeben von Geh. Reg.-Rat. Prof. Dr. **Albrecht Penck** in Berlin. In zwanglosen, einzeln käuflichen Bänden bez. Heften. Mit vielen Abbildungen, Karten und Plänen. gr. 8. Geh.

I. Band.	3 Hefte.	1886/87.	*M.* 20.—	VI. Band.	3 Hefte (m. Atlas).	1896/98.	*M.* 39.70
II. Band.	3 Hefte.	1887/88.	*M.* 23.—	VII. Band.	4 Hefte.	1900/06.	*M.* 16.20
III. Band.	3 Hefte.	1888/89.	*M.* 21.—	VIII. Band.	3 Hefte.	1902/05.	*M.* 22.—
IV. Band.	2 Hefte.	1889/90.	*M.* 20.—	IX. Band.	1907. 1. Heft. 2. Heft		je *M.* 6.—
V. Band.	5 Hefte.	1891/96.	*M.* 20.—		3. Heft [Unter der Presse].		

(Die Sammlung wird fortgesetzt.)

Die „Geographischen Abhandlungen" bilden eine Serie wissenschaftlicher Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Geographie, gewissermaßen eine Sammlung von Monographien, welche sonst selbständig erschienen wären. Ihr Gegenstand ist sowohl dem Bereiche der allgemeinen Erdkunde wie auch dem der Länderkunde, dann und wann dem der Geschichte der geographischen Wissenschaft entnommen. Ihre Herausgabe wurde von der Absicht geleitet, durch ihr Erscheinen namentlich bestimmte fühlbar gewordene Lücken auszufüllen. Es tragen daher die ‚Geographischen Abhandlungen' zielbewußt zu einem systematischen Ausbau der Geographie bei.

Die einzelnen Abhandlungen werden zwanglos in Heften herausgegeben; Hefte verwandten Inhalts werden zu Bänden vereinigt. Jährlich wird mindestens ein Heft und nicht mehr als ein Band erscheinen. — Ausführlicher Prospekt umsonst und postfrei vom Verlag.

Die Polarwelt und deren Nachbarländer.

Von Dr. **Otto Nordenskjöld**, Professor der Geographie an der Universität Gothenburg. Mit Abbildungen. [ca. 200 S.] gr. 8. 1909. Geh. und in Leinwand geb. [Unter der Presse.]

So bedeutungsvoll die wissenschaftliche Erforschung der Polargebiete ist und so groß hier gerade in der letzen Zeit unsere Fortschritte sind, bis jetzt fehlt es in der Literatur an einem Werke, das diese polare Natur in ihren charakteristischen Zügen schildert und die Ergebnisse der Forschungsexpeditionen von einem geographischen, zusammenfassenden Gesichtspunkte populär darstellt. Diese Lücke wenigstens teilweise auszufüllen, war die Absicht dieser Arbeit, die aus einer Reihe von populärwissenschaftlichen Vorlesungen an der Universität Gothenburg hervorgegangen ist. Da der Verfasser seit 15 Jahren diese Natur durch Reisen in polaren und subpolaren Regionen studiert und die meisten hier geschilderten Gebiete im Norden und Süden selbst besucht hat, werden in erster Linie solche Fragen behandelt, die für ihn selbst oder für Expeditionen, an denen er teilgenommen hat, Hauptgegenstände für Forschungen waren, aber selbstverständlich in direktem Vergleich mit den Ergebnissen anderer wissenschaftlicher Forschungen und Reisen. Unter solchen Fragen sei zu erwähnen die Landschaften der jetzt oder früher vereisten Gebiete, aber auch ihre Entwicklungsgeschichte, Tiere und Pflanzen, die Bewohner und als die äußerste Bedingung zu allem das Klima. Alles dies will die Arbeit populärwissenschaftlich vorlegen und dabei sowohl das schon Bekannte zusammenfassen als auch neues und wenig bekanntes oder wenigstens schwer zugängliches Material bringen.

Ostasienfahrt.

Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon. Von Dr. **Franz Doflein**, Professor der Zoologie an der Universität München und II. Konservator der Bayr. Zool. Staatssammlung. Mit zahlreichen Abbildungen, 8 Tafeln und 4 Karten. [XIII u. 512 S.] gr. 8. 1906. In Leinw. geb. *M.* 13.—

„Als geistreicher Beobachter hat Doflein sein Spezialgebiet, die Meeresfauna (vor allem die der Tiefen), ergründet, als feinfühliger Schilderer Land und Leute gezeichnet und so ein Buch geschaffen, das für Forscher und Laien gleich anziehend ist. Die Ausstattung ist vornehm, die zahlreichen Abbildungen interessant und dezent zugleich, viele von hervorragender Schönheit. ... Wohl hat der Autor selbst hinterher erkannt, daß manches von dem, was er ‚entdeckt' zu haben glaubte, schon bekannt war; doch beweist das nicht gerade die Güte seiner selfmade man-Beobachtungen? Auch wird der Spezialist noch vieles Neue darin finden, exakte Beobachtungen sowohl als geistreiche Interpretationen. Vor allem schildert er den Flug der *Lepidopteren* und ihr Verhältnis zu den Vögeln, die Termitenbauten mit ihren ‚Pilzgärten' und last not least die Weberameise, ‚das einzige Tier, welches ein Werkzeug benutzt'." **(Deutsch. Ent. Zeitung.)**

„Ein echter Naturforscher mit offenem Auge und tiefem Empfinden ist es, der uns in diesem Buch seine abenteuerliche Fahrt nach Ostasien schildert. ... In klarer, dem Laien stets verständlicher Darstellung rollt er in seinem Werke die Probleme der biologischen Meeresforschung auf und führt den Leser mitten hinein in eine an wunderbaren Anpassungsformen und an prächtigen Farben reiche Lebensgemeinschaft, in die Tierwelt des ‚Stillwassers' und der eigentlichen Tiefsee. Ein gleiches Interesse weiß er aber auch für die Landfauna und Flora Japans und insbesondere für das Vogel- und Insektenleben des ceylonesischen Dschungels zu erwecken. Indessen nicht nur auf einem eigenen Arbeitsfelde zeigt sich der Verfasser als selbständiger Beobachter und meisterhafter Darsteller: seine poesievollen Landschaftsschilderungen sind ebenso fesselnd wie die von selbständigem Urteil getragenen kunst- und kulturhistorischen Ausführungen und wie die sicher sehr beherzigenswerten, vorurteilsfreien politischen Betrachtungen über das Wollen und Können der japanischen Nation und über die Kolonialarbeit der Briten. ... Kurz es wird unter den neueren Reiseschilderungen wenige geben, welche so mannigfaltige Anregungen gewähren und, ohne Absicht und Berechnung, in dieser Vielseitigkeit dem Geschmack der verschiedensten Leserkreisen entgegenkommen." **(Deutsche Literaturzeitung.)**

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Instinkt und Gewohnheit. Von **C. Lloyd Morgan, F. R. S.,** Professor der Zoologie am University College in Bristol. Autorisierte deutsche Übersetzung von Maria Somon. Mit einem Titelbild. [VII u. 396 S.] gr. 8. 1909. Geh. *M.* 5.—, in Leinwand geb. *M.* 6.—

Unter den tierpsychologischen Werken C. Lloyd Morgans zeichnet sich das vorliegende, das hier als erstes in deutscher Übersetzung erscheint, durch die Fülle des mitgeteilten Tatsachenmaterials aus. Am eingehendsten hat sich Morgan darin mit den instinktiven und den auf individueller Erfahrung beruhenden Regungen neugeborener Vögel der verschiedensten Gruppen beschäftigt, daneben auch mit denen junger Säugetiere. Unter den Beispielen aus der Insektenwelt fällt der Hauptanteil in diesem Werk nicht den vielbehandelten Bienen und Ameisen zu, es findet vielmehr eine weitgehende Berücksichtigung der anderen Ordnungen, besonders der Käfer und Schmetterlinge statt. An der Hand des reichhaltigsten Beobachtungsmaterials sowie durch eine Reihe von Experimenten wird festgestellt, welche komplizierten Fähigkeiten ein Geschöpf fix und fertig, d. h. also als Instinkt mit auf die Welt bringt, und was das Tier erst durch häufig wiederholte Ausübung im individuellen Leben lernen muß, damit es ihm auf dem Wege der Erfahrung zur Gewohnheit wird. Es wird sodann der Einfluß der Verstandestätigkeit, ferner der Nachahmung auf die Erwerbung von Gewohnheiten untersucht, die Beziehung der Affekte zu den Instinkten erörtert. Die Vergleichung der körperlichen Entwicklung mit der geistigen führt zu der Frage, ob erworbene Eigenschaften vererbt werden können, und diese Frage wird im Schlußkapitel in der engeren Fassung untersucht, ob beim Menschen individuell erworbene Gewohnheiten durch Vererbung instinktiv werden können. — Das Buch schließt mit einem Ausblick auf den Fortschritt der menschlichen Rassen und Gesellschaft und zieht zu diesem Thema verschiedene Äußerungen geistig hervorragender Persönlichkeiten heran.

Experimentelle Zoologie. Von **Th. Hunt Morgan,** Professor an der Columbia-Universität New York. Deutsche vom Verfasser autorisierte, vermehrte und verbesserte Ausgabe, übersetzt von Helene Rhumbler. Mit Abbildungen. [X. u. 570 S.] gr 8. 1909. Geh. und in Leinwand geb. [Erscheint im Aug. 1909.]

Während in Deutschland die experimentelle Forschung der auf die Gestaltungsformen der Tierwelt einwirkenden äußeren Faktoren erst in den letzten Jahren mit Eifer in Angriff genommen wurde, hat dieser modernste und aussichtsreichste Zweig der biologischen Wissenschaft in den Vereinigten Staaten schon seit langem einen hohen Aufschwung genommen. Vor allem waren es die Arbeiten von Th. Hunt Morgan, der nicht nur als Lehrer und Leiter, sondern auch als Verfasser zahlreicher Spezialwerke auf diesem Gebiete Amerika den unbestrittenen Vorrang sicherte. Das vorliegende Buch behandelt in 6 Abschnitten folgende Themata: Experimental-Studium 1. der Entwicklung; 2. des Wachstums; 3. der tierischen Pfropfungen und Verwachsungen; 4. des Einflusses der Umgebung auf den Kreislauf der Lebensformen; 5. der Geschlechtsbestimmung; 6. der sekundären Geschlechtsmerkmale. Wie in Amerika, dürfte es sich auch in Deutschland rasch Freunde erwerben, ist es doch das erste umfassende Lehrbuch der experimentellen Zoologie, das in deutscher Sprache erscheint. Der Hauptwert des Werkes beruht vor allem auf der kritischen Zusammenstellung wissenschaftlich feststehender Tatsachen. Das Theoretische beschränkt sich nur auf das notwendigste Maß. Die reichhaltigen, gut disponierten Kapitel sind für den, der tiefer in die behandelten Probleme eindringen will, mit ausführlichen Literaturangaben versehen, so daß das Werk sowohl bei Studierenden der Naturwissenschaften wie bei Lehrern und Universitätsdozenten auf eine freundliche Aufnahme rechnen darf.

Die Metamorphose der Insekten. Von Dr. **P. Deegener,** Professor und Assistent am Zoologischen Institut der Universität Berlin. [IV u. 56 S.] gr. 8. 1909. Steif geh. *M.* 2.

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, das Auftreten eines Puppenstadiums in Abhängigkeit von der Entstehung bestimmt gestalteter Larven zu erklären. Der Unterschied zwischen holometabolen Insekten einerseits und hemimetabolen und epimorphen andrerseits beruht nicht in erster Linie auf dem Vorhandensein eines Puppenstadiums, weil dieses erst durch die besondere Gestaltung der Jugendformen bedingt erscheint. Es werden daher die Jugendformen der holometabolen Insekten mit den übrigen Jugendformen eingehend in Vergleich gestellt und deren genetisches Verhältnis zu ihren Imagines untersucht. Dabei ergibt sich, daß die Jugendformen der Holometabolen sekundär einen Entwicklungsweg eingeschlagen haben, welcher sie von der geradlinigen Entwicklung zur Imago weit abführte; diese letztere wurde somit temporär unterbrochen und beginnt erst wieder mit der Vorbereitung zum Übertritt in das erste Imaginalstadium, die Puppe. Die erste Larve erscheint bei kritischer Bewertung ihrer Organisation phylogenetisch von einem imaginiformen Jugendstadium ableitbar, die Imagio ist phylogenetisch älter als die echte Larve, obwohl sie ontogenetisch aus der Larve hervorgeht.

Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen für den Gebrauch in zoologischen, botanischen, medizinischen und landwirtschaftlichen Laboratorien. Von Dr. **Ernst Küster,** Privatdozent für Botanik in Halle a. S. Mit 16 Abbildungen im Text. [VI u. 201 S.] gr. 8. 1907. In Leinwand geb. n. *M.* 7.—

Das Buch gibt eine Anleitung zum Kultivieren aller Arten von Mikroorganismen (Protozoen, Flagellaten, Myzetozoen, Algen, Pilzen, Bakterien), bringt eine Übersicht über die wichtigsten Methoden zu ihrer Gewinnung und Isolierung, behandelt ihre Physiologie, insbesondere die Ernährungsphysiologie, soweit ihrer Kenntnis für Anlegen und Behandeln der Kulturen unerläßlich ist, und versucht zu zeigen, in wie mannigfaltiger Weise die Kulturen von Mikroben für das Studium ihrer Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Biologie verwertet werden können und verwertet worden sind

Verlag von B. G Teubner in Leipzig und Berlin

Aus Natur und Geisteswelt.

Sammlung wissenschaftlich-gemeinverständlicher Darstellungen aus allen Gebieten des Wissens in Bänden von 70—180 Seiten.

In erschöpfender und allgemein-verständlicher Behandlung werden in abgeschlossenen Bänden auf wissenschaftlicher Grundlage ruhende Darstellungen wichtiger Gebiete in planvoller Beschränkung aus allen Zweigen des Wissens geboten, die von allgemeinem Interesse sind und dauernden Nutzen gewähren.

Jeder Band geh. M. 1.—, in Leinwand geb. M. 1.25.

Erschienen sind ca. 260 Bde. aus den verschied. Gebieten, u. a:

Auerbach, F., **Die Grundbegriffe der modernen Naturlehre.** 2. Auflage. Mit 79 Abbildungen.

Eckstein, K., **Der Kampf zwischen Mensch und Tier.** 2. Aufl. Mit 51 Abb.

Goldschmidt, R., **Die Tierwelt des Mikroskops** (die Urtiere). Mit 39 Abb.

—— **Die Fortpflanzung der Tiere.** Mit 77 Abbildungen.

Gutzeit, E., **Die Bakterien** im Kreislauf des Stoffes. Mit 13 Abb.

Hennings, K., **Tierkunde.** Eine Einführung in die Zoologie. Mit 34 Abb.

Hesse, R., **Abstammungslehre und Darwinismus.** 3. Aufl. Mit 37 Abbildungen.

Janson, O., **Meeresforschung und Meeresleben.** 2. Aufl. Mit 41 Abbildungen.

Keller, K., **Die Stammesgeschichte unserer Haustiere.** Mit 28 Abbildungen.

Knauer, Fr., **Zwiegestalt der Geschlechter in der Tierwelt** (Dimorphismus). Mit 37 Abbildungen.

—— **Die Ameisen.** Mit 61 Abbildungen.

Kraepelin, K., **Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt.**

Küster, E., **Vermehrung und Sexualität bei den Pflanzen.** Mit 38 Abb.

Lampert, K., **Die Welt der Organismen.** Mit zahlreichen Abbildungen.

Maas, O., **Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere.** Mit Karten und Abbildungen.

May, W., **Korallen** und andere gesteinsbildende Tiere. Mit 45 Abbildungen.

Miehe, H., **Die Erscheinungen des Lebens.** Grundprobleme der modernen Biologie. Mit 40 Abbildungen.

Oppenheim, S., **Das astronomische Weltbild** im Wandel der Zeit. Mit 24 Abbildungen

Reukauf, E., **Die Pflanzenwelt des Mikroskops.** Mit 100 Abbildungen in 165 Einzeldarstellungen nach Zeichnungen des Verfassers.

Scheiner, J., **Der Bau des Weltalls.** 2. Auflage. Mit 24 Abbildungen.

Teichmann, E., **Der Befruchtungsvorgang,** sein Wesen und seine Bedeutung. Mit 7 Abbildungen und 4 Doppeltafeln.

Verworn, M., **Mechanik des Geistesleben.** Mit 11 Abbildungen.

Voigt, A., **Deutsches Vogelleben.**

Zacharias, O., **Das Süßwasser-Plankton.** Einführung in die freischwebende Organismenwelt unserer Teiche, Flüsse und Seebecken. Mit 49 Abb.

Ausführlicher illustrierter Katalog umsonst und postfrei vom Verlag.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie einschließlich Rassen- und Gesellschafts-Hygiene.

Eine deszendenztheoretische Zeitschrift für die Erforschung des Wesens von Rasse und Gesellschaft und ihres gegenseitigen Verhältnisses, für die biologischen Bedingungen ihrer Erhaltung und Entwicklung sowie für die grundlegenden Probleme der Entwicklungslehre. Redigiert von **Dr. A. Ploetz** in München. VI. Jahrgang 1909. Jährlich 6 Hefte im Umfange von etwa 8—10 Bogen. Jährlich ℳ 20.—

Das Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie, das mit dem VI. Jahrgang in den Teubnerschen Verlag überging, will eine deszendenztheoretische Zeitschrift sein „für die Erforschung des Wesens von Rasse und Gesellschaft und ihres gegenseitigen Verhältnisses, für die biologischen Bedingungen ihrer Erhaltung und Entwicklung sowie für die grundlegenden Probleme der Entwicklungslehre". Speziell beim Menschen gehören in die Rassenbiologie alle Betrachtungen über Geburten- und Sterbeziffer, Aus-, Ein- sowie Binnenwanderung und daraus resultierende Veränderungen der Rassen, über Fortpflanzung, Variabilität und Vererbung, über Kampf ums Dasein, Auslese und Panmixie, über wahllose Vernichtung und kontraselektorische Vorgänge, über direkte Umwandlung durch Umgebungseinflüsse, über die Ungleichheit der etwaigen verschiedenen Rassen in bezug auf Entwicklungshöhe, über ihren Kampf ums Dasein gegeneinander sowie über die aus allen diesen Faktoren sich ergebenden Konsequenzen für die Erhaltung und Entwicklung einer Rasse, für die Rassenhygiene, mögen sie die einzelnen, die Familie, Gesellschaften oder Staaten betreffen, mit allen ihren Ausstrahlungen auf Moral, Recht und Politik. — Das Phänomen der Gesellschaft ist von dem der Rasse verschieden. Beim Menschen sind Gesellschaft und Rasse zwei vielfach in- und durcheinander geschobene Gruppierungen, die sich gegenseitig stark beeinflussen. Auch die Gesellschaft hat eine biologische Grundlage und baut ihre Funktionen auf die Organtätigkeiten der sie bildenden Individuen auf. Somit muß es auch biologische Bedingungen der Erhaltung und Entwicklung einer Gesellschaft geben, also auch optimale für ihre sicherste Erhaltung und beste Form (Gesellschafts-Hygiene), die ebenfalls noch der wissenschaftlichen Diskussion offen sind. Ausführliche Literaturberichte sowie Notizen über hervorragend wichtige politische und kulturelle Ereignisse und Tendenzen sind jedem Archivheft beigefügt.

Himmel und Erde.

Illustrierte naturwissenschaftliche Monatsschrift, herausgegeben von der Gesellschaft Urania Berlin, redigiert von **Dr. P. Schwahn.** XXI. Jahrgang. 1909. Jährlich 12 Hefte. Vierteljährlich ℳ 3.60.

Die von der „Urania" zu Berlin im Jahre 1888 gegründete naturwissenschaftliche Monatsschrift „Himmel und Erde" ist von Beginn ihres Erscheinens ab bemüht gewesen, ihren Lesern die gewaltige Entwicklung der Naturwissenschaft und Technik mit erleben zu lassen durch Wort und Bild. Beredtes Zeugnis dafür legt der Inhalt der bisher erschienenen 20 Jahrgänge ab. Bei jeder weiteren Vervollkommnung und Ausgestaltung der Zeitschrift blieb glücklicherweise ihr populär-wissenschaftlicher Charakter gewahrt. Daß dieser gelungen, beweist der treue Leserkreis.

Interessenten stehen Probehefte sowie ausführlicher Prospekt, der über die Reichhaltigkeit des Inhaltes Aufschluß gibt, gern kostenlos und portofrei zur Verfügung.

Monatshefte für den naturwissenschaftlichen Unterricht aller Schulgattungen.

Herausgegeben von **B. Landsberg** in Königsberg i. Pr. und **B. Schmid** in Zwickau. II. Jahrgang. 1909. Jährlich 12 Hefte zu je 48 Druckseiten. Preis halbjährl. ℳ 6.—

Die Monatshefte wollen — wie bisher die Zeitschrift „Natur und Schule", die ihr Erscheinen eingestellt hat, — dem naturwissenschaftlichen Unterricht aller Schulen dienen und allen naturwissenschaftlichen Fächern (Zoologie, Botanik, Anthropologie, Physik, Astronomie, Chemie, Mineralogie, Geologie und Geographie, soweit diese Naturwissenschaft ist) ihre Aufmerksamkeit zuwenden. Ganz besonders werden die Monatshefte es sich angelegen sein lassen, in allen diesen Fächern neben der theoretischen auch die praktische Seite (so namentlich die Schülerübungen auf allen Gebieten sowie die Frage der wissenschaftlichen Ausflüge, Schulgärten, Aquarien, Terrarien usw.) zu pflegen. Die philosophische Zuspitzung unserer Unterrichtsfächer sowie allgemein-pädagogische Fragen des Unterrichts, der Erziehung und der Hygiene sollen ebenfalls in dieser Zeitschrift, die der intellektuellen, moralischen und künstlerischen Erziehung unserer Jugend soweit als möglich Rechnung tragen wird, eine Stätte finden. Des Ferneren wird sie bestrebt sein, sich unentwegt in den Dienst einer gesunden Reform des naturwissenschaftlichen Unterrichts und der Lehrerbildung zu stellen, um ihrerseits zur Lösung dieser auch in nationaler Hinsicht wichtigen Frage, die der Mitarbeit aller Fachmänner bedarf, beizutragen. Über neueste Forschungsergebnisse und wichtige Probleme soll regelmäßig berichtet werden. Die Bücherbesprechungen erstrecken sich auf alle auf dem naturwissenschaftlichen Gebiete sowie auch auf dem Gebiete der allgemeinen Pädagogik und der Philosophie erscheinenden Werke, und namentlich sollen solche herangezogen werden, die den Interessen der Schule besonders dienen. Mit großer Aufmerksamkeit wird die Zeitschrift die auf den einzelnen Gebieten erscheinenden Lehrmittel verfolgen, um den Lesern ein klares Bild über die wichtigsten Erzeugnisse zu bieten.

Probehefte auf Verlangen umsonst und postfrei vom Verlag.

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

WISSENSCHAFT UND HYPOTHESE

Sammlung von Einzeldarstellungen
aus dem Gesamtgebiet der Wissenschaften mit besonderer
Berücksichtigung ihrer Grundlagen und Methoden,
ihrer Endziele und Anwendungen.

Es ist ein unverkennbares Bedürfnis unserer Zeit, die in den verschiedenen Wissensgebieten durch rastlose Arbeit gewonnenen Erkenntnisse von umfassenden Gesichtspunkten aus im Zusammenhang miteinander zu betrachten und darzustellen. Nicht um spezielle Monographien handelt es sich also, sondern um Darstellung dessen, was die Wissenschaft erreicht hat, was sie früher oder später noch erreichen kann, und welches ihre wesentlichen und aus der Tiefe ihres Wirkens entspringenden Probleme sind. Die Wissenschaften in dem Bewußtsein ihres festen Besitzes, in ihren Voraussetzungen darzustellen und ihr pulsierendes Leben, ihr Haben, Können und Wollen aufzudecken, soll die Aufgabe sein; andrerseits aber soll in erster Linie auch auf die durch die Schranken der Sinneswahrnehmung und der Erfahrung überhaupt bedingten Hypothesen hingewiesen werden.

I. Band: **Wissenschaft und Hypothese.** Von Henri Poincaré, membre de l'Institut, in Paris. Autorisierte deutsche Ausgabe mit erläuternden Anmerkungen von L. u. F. Lindemann. 2. verbesserte Auflage. 1906. Geb. *M* 4.80.

Dies Buch behandelt in den Hauptstücken: Zahl und Größe, den Raum, die Kraft, die Natur, die Mathematik, Geometrie, Mechanik und einige Kapitel der Physik. Zahlreiche Anmerkungen des Herausgebers kommen dem allgemeinen Verständnis noch mehr entgegen und geben dem Leser wertvolle literarische Angaben zu weiterem Studium.

II. Band: **Der Wert der Wissenschaft.** Von Henri Poincaré, membre de l'Institut, in Paris. Mit Genehmigung des Verfassers ins Deutsche übertragen von E. Weber. Mit Anmerkungen und Zusätzen von Prof. H. Weber in Straßburg. Mit einem Bildnis des Verfassers. 1906. Geb. *M* 3.60.

Der geistvolle Verfasser gibt einen Überblick über den heutigen Standpunkt der Wissenschaft und über ihre allmähliche Entwicklung, wie sie sowohl bis jetzt vor sich gegangen ist, als wie er sich ihre zukünftigen Fortschritte denkt. Das Werk ist für den Gelehrten zweifellos von größtem Interesse, durch seine zahlreichen Beispiele und Erläuterungen wird es aber auch jedem modernen Gebildeten zugänglich gemacht.

III. Band: **Mythenbildung und Erkenntnis.** Eine Abhandlung über die Grundlagen der Philosophie. Von G. F. Lipps. 1907. Geb. *M* 5.—

Der Verfasser zeigt, daß erst durch die Widersprüche, die mit dem naiven, zur Mythenbildung führenden Verhalten unvermeidlich verknüpft sind, der Mensch auf die Tatsache aufmerksam wird, daß sein Denken die Quelle der Erkenntnis ist — er wird kritisch und gelangt zu der kritischen Weltbetrachtung. Die Entwicklung der kritischen Weltbetrachtung stellt die Geschichte der Philosophie dar.

IV. Band: **Die nichteuklidische Geometrie.** Historisch-kritische Darstellung ihrer Entwicklung. Von R. Bonola in Pavia. Autorisierte deutsche Ausgabe besorgt von Prof. Dr. H. Liebmann. 1908. Geb. *M* 5.—

In der vom Verfasser und Übersetzer erweiterten deutschen Ausgabe wird wohl nicht nur den Mathematikern ein Gefallen erwiesen, sondern vor allem auch den vielen, welche mit elementaren mathematischen Vorkenntnissen ausgestattet, Ziele und Methoden der nichteuklidischen Geometrie kennen lernen wollen. Man wird in der elementar gehaltenen und flüssigen Darstellung die Antwort auf viele Fragen finden, wo andere nur dem gründlich vorgebildeten Mathematiker zugängliche Quellen versagten.

V. Band: **Ebbe und Flut,** sowie verwandte Erscheinungen im Sonnensystem. Von G. H. Darwin in Cambridge. Autorisierte deutsche Ausgabe nach der zweiten englischen Auflage von A. Pockels. Mit einem Einführungswort von G. v. Neumayer und 43 Illustrationen. 1902. Geb. *M* 6.80.

Nach einer Übersicht über die Erscheinungen der Ebbe und Flut, der Seeschwankungen, der besonderen Flutphänomene, sowie der Beobachtungsmethoden werden in sehr anschaulicher, durch Figuren erläuterter Weise die fluterzeugenden Kräfte, die Theorien der Gezeiten sowie die Herstellung von Gezeitentafeln erklärt. Die folgenden Kapitel sind geophysikalischen und astronomischen Fragen, die mit der Einwirkung der Gezeitenkräfte auf die Weltkörper zusammenhängen, gewidmet.

VI. Band: **Das Prinzip der Erhaltung der Energie.** Von M. Planck in Berlin. 2. Auflage. 8. 1908. Geb. *M* 6.—

In drei Abschnitten wird behandelt: die historische Entwicklung des Prinzips von seinen Uranfängen bis zu seiner allgemeinen Durchführung in den Arbeiten von Mayer, Joule, Helmholtz, Clausius, Thomson; die allgemeine Definition des Energiebegriffs, die Formulierung des Erhaltungsprinzips nebst einer Übersicht und Kritik über die versuchten Beweise; schließlich die Darlegung, wie man durch Anwendung des Prinzips unabhängig von jeglichen Hypothesen über das Wesen der Naturkräfte zu einer einheitlichen Übersicht über die Gesetze der gesamten Erscheinungswelt gelangen kann.

VII. Band: **Grundlagen der Geometrie.** Von D. Hilbert in Göttingen. 3. durch Zusätze und Literaturhinweise von neuem vermehrte und mit sieben Anhängen versehene Auflage. 1909. Geb. *M* 6.—

Diese Untersuchung ist ein Versuch, für die Geometrie ein vollständiges und möglichst einfaches System von Axiomen aufzustellen und aus demselben die wichtigsten geometrischen Sätze in der Weise abzuleiten, daß dabei die Bedeutung der verschiedenen Axiomgruppen und die Tragweite der aus den einzelnen Axiomen zu ziehenden Folgerungen klar zutage tritt.

3 9088 00668 1779

Demnächst erscheint:

Das Wissen unserer Zeit in Mathematik und Naturwissenschaft. Von É. Picard-Paris. Deutsch von F. und L. Lindemann-München.

Der Verfasser hat versucht, in diesem Buche eine zusammenfassende Übersicht über den Stand unseres Wissens in Mathematik, Physik und Naturwissenschaften in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts zu geben. Eine kurze, mit historischen Bemerkungen begleitete Darstellung des gegenwärtigen Standes dieser Wissenschaften, ihrer Methoden und ihrer Ziele vermag besser als abstrakte Abhandlungen verständlich zu machen, was die Gelehrten suchen, welche Vorstellung man sich von den genannten Wissenschaften bilden soll und was man von ihnen erwarten kann. Man findet in diesem Buche die verschiedenen Gesichtspunkte, unter denen man heute den Begriff der wissenschaftlichen Erklärung betrachtet, ebenso wie die Rolle, die hierbei die Theorien bilden, eingehend erörtert.

Wissenschaft und Religion. Von É. Boutroux, membre de l'Institut-Paris. Deutsch von E Weber-Straßburg.

Wer sich eingehender mit der Philosophie unserer Zeit beschäftigt hat, dem kann der Name Émile Boutroux nicht fremd sein, und er wird auch hier wieder seine Erwartungen in reichem Maße erfüllt sehen. Aber auch für den Laien ist das Werk von höchster Bedeutung. Ist doch gerade die Frage nach den Beziehungen zwischen Wissenschaft und Religion ein Problem, mit dem sich wohl jeder denkende Mensch schon beschäftigt hat, und über das er gerne einigen Aufschluß haben möchte.

Boutroux zeigt uns in klarer und anschaulicher Weise die Ideen einiger der größten Denker über diesen Punkt. Er übt aber auch strenge Kritik und verhehlt uns nicht alle die Schwierigkeiten und Einwendungen, die sich gegen jedes dieser Systeme erheben lassen.

Wie sehr sich das Werk auch für einen deutschen Leserkreis eignet, geht schon daraus hervor, daß ein großer Teil der darin besprochenen Philosophen Deutsche sind.

Unter der Presse:

Erkenntnistheoretische Grundzüge der Naturwissenschaften und ihre Beziehungen zum Geistesleben der Gegenwart. Allgemein wissenschaftliche Vorträge. Von P. Volkmann-Königsberg i. Pr.

Probleme der Wissenschaft. Von F. Enriques-Bologna. Deutsch von K. Grelling-Göttingen.

In Vorbereitung befinden sich (genaue Fassung des Titels bleibt vorbehalten):

Anthropologie und Rassenkunde. Von E. v. Baelz-Stuttgart.

Prinzipien der vergleichenden Anatomie. Von H. Braus-Heidelberg.

Die Erde als Wohnsitz des Menschen. Von K. Dove-Berlin.

Das Gesellschafts- und Staatsleben im Tierreich. V. K. Escherich-Tharandt.

Erdbeben und Gebirgsbau. Von Fr. Frech-Breslau.

Grundlagen der Natur- und Geisteswissenschaften. Von M. Frischeisen-Köhler-Berlin.

Die pflanzengeographischen Wandlungen der deutschen Landschaft. Von H. Hausrath-Karlsruhe.

Reizerscheinungen der Pflanzen. Von L. Jost-Bonn-Poppelsdorf.

Geschichte der Psychologie. Von O. Klemm-Leipzig.

Die Materie im Kolloidalzustand. Von V. Kohlschütter-Straßburg i. E.

Die Vorfahren und die Vererbung. Von F. Le Dantec-Paris. Deutsch von H. Kniep-Freiburg i. B.

Die wichtigsten Probleme der Mineralogie und Petrographie. Von G. Linck-Jena.

Die Erkenntnisgrundlagen der Mathematik und der mathematischen Naturwissenschaften. Von P. Natorp-Marburg.

Wissenschaft und Methode. Von H. Poincaré-Paris. Deutsch v. F. u. L. Lindemann-München.

Botanische Beweismittel für die Abstammungslehre. Von H. Potonié-Berlin.

Mensch und Mikroorganismen unter besonderer Berücksichtigung des Immunitätsproblems. Von H. Sachs-Frankfurt a. M.

Grundfragen der Astronomie, der Mechanik und Physik der Himmelskörper. Von H. v. Seeliger-Wien.

Meteorologische Zeit- und Streitfragen. Von R. Süring-Berlin.

Die Sammlung wird fortgesetzt.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00668 1779